АКАДЕМИЯ НАУК СССР

И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

ПРОБЛЕМЫ ДАРВИНИЗМА



И. И. Шмальгаузен
(1884—1963).

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ «БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОСВОЕНИЯ, РЕКОНСТРУКЦИИ И ОХРАНЫ ЖИВОТНОГО МИРА»

И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

ПРОБЛЕМЫ ДАРВИНИЗМА

ИЗДАНИЕ ВТОРОЕ,
ПЕРЕРАБОТАННОЕ
И ДОПОЛНЕННОЕ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Ленинград · 1969

Второе издание «Проблем дарвинизма», полностью переработанное и в значительной мере дополненное автором, представляет собой не только пособие по курсу дарвинизма для преподавателей вузов, аспирантов и студентов старших курсов биологических факультетов университетов, но является одновременно и выдающимся научным произведением крупнейшего советского теоретика-эволюциониста, обобщающим на основе современных научных данных последние достижения в области эволюционной теории.

Особое внимание уделено автором современному состоянию вопроса о факторах эволюции, темпах и скорости эволюции и рассмотрению механизма эволюционного процесса с точки зрения теории информации. Книга предназначается для биологов всех специальностей и научных работников смежных дисциплин, интересующихся проблемами эволюционной теории.

Ответственные редакторы:

А. В. Иванов и *И. М. Медведева*

2-10-2
388-69 (II)

ОТ РЕДАКЦИИ

Автор «Проблем дарвинизма» академик Иван Иванович Шмальгаузен скончался 7 октября 1963 г. Это был крупнейший биолог нашего времени, зоолог, сравнительный анатом, мыслитель-диалектик, значительно способствовавший своими трудами успехам современного дарвинизма.

Хотя со времени выхода в свет первого издания «Проблем дарвинизма» прошло более двадцати лет, эта книга до сих пор остается необходимым пособием каждого биолога, интересующегося теоретическими вопросами эволюции. Но и после выхода книги в свет И. И. Шмальгаузен, не прекращавший исследований по общим вопросам теории эволюции, продолжал работать над текстом и содержанием своего замечательного труда. Подготовку второго издания «Проблем» к печати он закончил в 1963 г., незадолго до своей кончины.

«Проблемы дарвинизма» — не просто учебник или руководство, излагающее основы данной науки на современном этапе ее развития. Особенность этой книги и в конечном счете ее огромное значение для биологии вообще заключается в дальнейшем развитии эволюционной теории Дарвина на основе той суммы знаний, которая накоплена биологией и смежными с ней науками за столетие, прошедшее со дня выхода в свет «Происхождения видов». В изложении И. И. Шмальгаузена классический дарвинизм обогащен теорией стабилизирующего отбора, объясняющей существование стабильности видов, рассмотрением роли мутаций как элементарных основ эволюции, исчерпывающим объяснением значения модификаций для эволюционного процесса и самое главное — интерпретацией процесса эволюции в целом как самодвижущейся, авторегулируемой системы, в которой роль главного движущего фактора и главного регулятора играет материальный фактор — дарвиновский естественный отбор, определяемый борьбой за существование, т. е. конкретными взаимоотношениями организма со средой. Такое толкование сущности эволюционного процесса не оставляет никакого места для телеологического, идеалистического объяснения причин эволюции, и в этом главное, непреходящее значение труда И. И. Шмальгаузена.

Во втором издании автор подверг существенной переработке и дополнениям бо́льшую часть книги. Полностью переработаны и заново написаны следующие разделы: «Современное положение вопроса о факторах эволюции», «Химические основы мутаций и их выражений», «Проблема овладения изменчивостью», «Количественная характеристика борьбы за существование», «Скорость естественного отбора», «Управление эволюционным процессом», «Изменчивость элементарная, индивидуальная и групповая», «Вторичное соприкосновение подвидов и видов», «Формы и скорость эволюции», «Онтогенетические регуляции», «Интеграция биологических систем» и «Саморегуляция эволюционного процесса». Кроме того, автором сделаны значительные дополнения и исправления, отражающие современные дости-

жения цитологии, биохимии, генетики (в частности, генетики популяций) и экологии, касающиеся следующих разделов: «Значение мутаций и их комбинаций как основного материала эволюции», «Биогеоценоз как арена первичных эволюционных преобразований», «Борьба за существование и ее формы», «Мутирование и отбор», «Формы естественного отбора», «Значение географической изоляции», «Экологическая изоляция», «Физиологическая и генетическая изоляция», «Расхождение признаков», а также ряда других. Вместе с тем во многих местах книги произведены сокращения за счет устаревшего материала или малосущественных исторических сведений.

Второе издание «Проблем дарвинизма» публикуется в том виде, как его подготовил к печати сам И. И. Шмальгаузен. Редакторы позволили себе только восстановить некоторые предназначенные к сокращению участки текста, представляющиеся им ценными, которые были вычеркнуты автором явно из-за соображений экономии места. Наиболее значительным таким сокращением являлась глава «Проблема внутренних и внешних факторов в развитии организма», включенная в настоящее издание с первоначальными исправлениями автора.

При подготовке рукописи к изданию в некоторые разделы книги («Современное положение вопроса о факторах эволюции», «Стабилизирующая форма естественного отбора», «Скорость естественного отбора»), в тех местах, где уяснение смысла было затруднено конспективностью изложения, редакцией была внесена незначительная правка, основанная на оригинальных статьях И. И. Шмальгаузена и дополнениях, сделанных для настоящего издания, и полностью сохраняющая мысли и стиль автора. Кроме того, проверен приводимый в книге в качестве примеров фактический материал и некоторые устаревшие данные заменены современными, а также по мере возможности унифицирована терминология прежних и вновь написанных частей книги, так как последние по стилю изложения больше приближаются к монографии, чем к учебнику, которым книга являлась ранее.

Неоценимую помощь советами и консультацией при работе над рукописью оказал заведующий кафедрой дарвинизма МГУ профессор А. А. Парамонов, которому редакторы приносят свою глубокую благодарность.

Не вызывает сомнения, что второе издание «Проблем дарвинизма» вызовет живой интерес широкого круга читателей, послужит очень ценной теоретической помощью в научной работе и будет способствовать дальнейшему прогрессу советской биологии.

А. В. Иванов, И. М. Медведева.

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА

Предлагаемое пособие составлено на основе лекций, которые читались мною в течение ряда лет в Киевском и Московском университетах.

Классический дарвинизм излагается в этой книге сравнительно кратко. История дарвинизма не выпала полностью из предлагаемого курса. Исторические предпосылки теории Дарвина вкратце рассматриваются в начале книги, дальнейшие судьбы теории обсуждаются в разделе, посвященном борьбе за дарвинизм, а взгляды позднейших авторов подвергаются критическому разбору в начале каждой главы, посвященной одной из основных проблем дарвинизма. Таким образом, почти весь материал, в том числе и исторический, дается по отдельным проблемам.

Примеры приводятся главным образом из области зоологии. Ботанический материал привлекается в тех случаях, когда это необходимо по данной теме. Так, например, при рассмотрении факторов эволюции, и в особенности вопросов о значении приспособительных модификаций, привлечение фактов из области ботаники безусловно необходимо. Некоторые формы борьбы за существование и естественного отбора особенно наглядно иллюстрируются именно на ботанических объектах. Однако вопросы закономерностей эволюции приходится рассматривать на зоологическом материале, как более сложном, а вместе с тем более изученном с этих точек зрения. Именно сложность высших форм жизни, включающих к тому же богатейший палеонтологический материал, послужила поводом для обсуждения целого ряда важнейших теоретических проблем. Кроме того, вопросы морфологических закономерностей эволюции подверглись особенно глубокой разработке именно на материале из области зоологии позвоночных. Не без влияния оказалось, конечно, то обстоятельство, что взгляды автора развивались в советской школе эволюционистов-морфологов, созданной А. Н. Северцовым и работающей в основном на эмбриологическом материале по позвоночным животным.

В предлагаемом пособии принято распределение материала по следующим проблемам.

1. Происхождение мира организмов. Эта наиболее объемистая глава включает историю эволюционной теории, изложение теории Дарвина, ее оценку и историю борьбы за дарвинизм. Она охватывает, следовательно, в кратком изложении весь материал классического дарвинизма. 2. Элементарные основы эволюции, т. е. современное положение вопросов изменчивости. 3. Движущие факторы эволюции, т. е. борьба за существование и естественный отбор. 4. Проблема органического многообразия, охватывающая вопросы внутривидовой дифференциации, видообразования и расхождения признаков. 5. Формы и скорость эволюции. Факторы, определяющие конкретные темпы эволюции. 6. Проблема корреляций, т. е. вопросы значения взаимо-

зависимостей в изменении признаков и органов в процессе эволюции организмов. 7. Проблема соотношений между индивидуальным и историческим развитием. Включает закономерности, известные под названием биогенетического закона, законов Бэра, теорию филэмбриогенезов А. Н. Северцова и родственные вопросы. 8. Проблема внешних и внутренних факторов в развитии организма. В этой главе рассматриваются закономерности, выражающиеся во взаимозависимостях изменений внешних факторов, строения и жизненных отправлений организмов, а также взаимозависимости между формой и функцией. 9. Направления эволюционного процесса в связи с факторами, их определяющими. 10. Закономерности эволюции органических форм (главным образом по данным палеонтологии).

Для настоящего издания автором внесен ряд исправлений и дополнений. Особо значительной переработке подвергся раздел о факторах эволюции. Добавлена глава о скорости эволюции и небольшой раздел о гомеостатических системах, о контроле и регуляции в их эволюции.

ВВЕДЕНИЕ

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ И ДАРВИНИЗМ

Когда воззрения, развиваемые мною в этой книге и м-ром Уоллесом, или аналогичные взгляды на происхождение видов сделаются общепринятыми, это будет сопровождаться, как мы смутно предвидим, глубоким переворотом в области естественной истории.*

Ч. Дарвин.

Теория Ч. Дарвина произвела глубочайший переворот в биологии и даже во всем естествознании. Она не только заставила по-новому подойти ко всем биологическим проблемам, не только привела к полной переработке важнейших отраслей биологии, но и вызвала к жизни ряд новых научных дисциплин. Это заставляет оценивать ее не только как гениальную теорию. Дарвинизм открывает перед нами такое широкое поле для дальнейших исследований, не укладывающихся в рамки каких-либо существующих дисциплин, что он сам заслуживает быть выделенным в качестве самостоятельной научной дисциплины.

В истории различных естественных наук повторяются в общем одни и те же пути развития их задач и методов. Начинаясь с простого описания, собирания непосредственно наблюдаемых фактов, наука переходит к систематизации материала, к сравнению, обобщению и выделению известных эмпирических законов. Построение гипотез для более глубокого осмысливания фактического материала, приведение его в согласие с данными других наук ведет к их проверке, к дальнейшей детализации исследования и к введению экспериментальных методов.

Вместе с тем прогрессивное развитие естествознания сопровождалось все более дробным расчленением самой науки. Так, естествознание («физика» греков) распалось на науки об органической и неорганической природе. Биология разделилась на ботанику и зоологию. Затем появились и более дробные специальности — микробиология, протистология, альгология, бриология, энтомология, ихтиология, орнитология и т. п. Наряду с делением по объектам исследования, появились биологические дисциплины, изучающие организмы с различных сторон их строения и жизнедеятельности: систематика, сравнительная анатомия, гистология, эмбриология, физиология. И здесь углубление исследования вело к возникновению все более специальных отраслей биологии. Так, из эмбриологии выделилась механика развития, из гистологии возникла цитология, а из цитологии выделилась кариология. . . Потребности практической жизни привели, однако, и к возникновению дисциплин, охватывающих материал иначе, чем это принято в теоретической биологии: паразитология, зоотехния, гидробиология, бактериология и т. п. В этих дисциплинах материал рассматривался в существенно иной плоскости, и это было частично связано с синтезом данных, добытых в смежных дисциплинах.

* Здесь и дальше эпиграфы и цитаты взяты из «Происхождения видов» (Ч. Дарвин, Собрание сочинений, т. III, Изд. АН СССР, 1939).

Необходимость синтеза назрела главным образом к концу XIX в. как в науках о неорганической природе, где он привел к возникновению физической химии, атомной физики, так и в пределах самой биологии. Так возникли уже упомянутая гидробиология, биогеография, экология, генетика. . . Синтез наук в естествознании — показатель преодоления внутреннего кризиса, возникшего вследствие возрастающей специализации, и вместе с тем этот синтез является залогом нового подъема наших теоретических знаний на высший уровень соответственно возросшим требованиям современной жизни культурного человечества.

Каково же положение эволюционного учения и дарвинизма в системе биологических дисциплин и можно ли считать дарвинизм научной дисциплиной? Большим распространением пользуются взгляды, что дарвинизм не наука, а мировоззрение, научная теория или даже лишь более или менее удачная гипотеза. Посмотрим, что же является характерным признаком научной дисциплины. Всякая научная дисциплина имеет дело с определенно ограниченным объектом исследования, рассматриваемым в соответствующем аспекте. Всякая синтетическая научная дисциплина имеет перед собой некоторую определенную научную проблему и, следовательно, совершенно определенные задачи. Так, физиология изучает жизненные процессы, протекающие в организмах, экология ставит своей задачей изучение взаимоотношений между организмом и окружающей его средой, эмбриология исследует закономерности индивидуального развития организмов и его движущие силы (механика развития), генетика изучает закономерности сохранения свойств организмов и изменения этих организмов в процессе их воспроизведения. С другой стороны, эволюционное учение в виде дарвинизма изучает закономерности исторического развития организмов и его движущие силы. Таким образом, по своим задачам дарвинизм стоит в одном ряду с такими общепризнанными научными дисциплинами, как эмбриология, генетика и экология.

Подобно другим синтетическим дисциплинам, дарвинизм опирается на методику различных специальных дисциплин: методы сравнительной и экспериментальной морфологии и физиологии, полевой и экспериментальной экологии и генетики. Однако специфическим методом дарвинизма, используемым для изучения конкретного течения процессов эволюции и ее факторов, является всесторонний анализ состава природных популяций в различных условиях существования, изучение сезонных и локальных изменений этого состава и изучение закономерностей подобных изменений в экспериментальных условиях.

Обычно полагают, что дарвинизм, возникший в результате синтеза научных достижений всех биологических дисциплин, должен далее развиваться в пределах этих же дисциплин. Конечно, ясно, что все биологические дисциплины должны развиваться на основе дарвинизма, однако значит ли это, что эти дисциплины могут обеспечить дальнейшее развитие дарвинизма? История дарвинизма и история развития биологии после Дарвина показывают, что это невозможно. Это оказалось невозможным даже по отношению к тем биологическим наукам, которые возникли в результате восторжествования идей Дарвина, — генетике и экологии. И вовсе не случайно, что и в генетике, и в экологии усиленно развивались теории, стоящие в открытой оппозиции к теории Дарвина. Конечно, разные стороны, отдельные проблемы эволюционного учения могут и должны разрабатываться в различных биологических дисциплинах, однако сила дарвинизма именно в синтезе биологических знаний и дальнейшее развитие дарвинизма возможно исключительно на почве этого синтеза.

Дарвин использовал в свое время данные систематики и морфологии для обоснования своих представлений о происхождении видов и высших

систематических категорий. В результате этого возникли генетическая классификация и филогенетика (Э. Геккель), задачей которых теперь является уже не простое выяснение идеальных соотношений организмов на основе их общего сходства, а установление степеней родства, характера родственных взаимоотношений и реального происхождения организмов. Однако вопрос о движущих силах эволюции и вопрос закономерностей эволюционного процесса лежат все же далеко за пределами филогенетической систематики.

Морфология уделяет большое внимание изучению закономерностей эволюционного процесса (А. Н. Северцов, R. Hesse, V. Franz, B. Rensch, W. Zimmermann и др.). Однако и это возможно лишь при выходе за пределы собственно сравнительной анатомии, на основе синтеза с данными эмбриологии и палеонтологии. Между тем эти дисциплины не могут охватить вопроса о движущих силах эволюции и поэтому обычно оказываются в плену механоламаркистских идей. К тому же эти исследователи увлечены разработкой своих собственных задач.

Эмбриология, в частности механика развития, изучает факторы индивидуального развития и очень мало пока интересуется историческими процессами их становления и перестройки.

Палеонтология, поглощенная стратиграфией, только начинает сознавать себя биологической дисциплиной. В лице лучших своих представителей (В. О. Ковалевский, L. Dollo, O. Abel, H. Osborn, G. Simpson, А. А. Борисяк) она сделала очень много для создания подлинной палеобиологии и палеоэкологии. Однако вопрос о факторах эволюции закрыт для нее не в меньшей степени, чем для морфологии. Ясно устанавливаемая связь эволюции организмов с изменениями в факторах внешней среды истолковывается поэтому просто как непосредственное влияние последних, т. е. в духе вульгарного механоламаркизма (Абель). Реакция империалистического периода развития капитализма привела и здесь к расцвету идеалистических теорий (Осборн, K. Beurlen, O. Schindewolf, E. Dacquè и др.).

Биогеография создана дарвинистами (А. Уоллес), но и здесь явно устанавливаемая связь с факторами среды истолковывалась позднее нередко упрощенно, как односторонняя прямая зависимость. Нельзя, однако, не отметить работ дарвинистов М. А. Мензбира, П. П. Сушкина. В настоящее время здесь ведется большая работа в соединении с систематикой (J. Huxley, Ренш, E. Mayr, E. Stresemann, G. Stebbins и др.).

Экология как наука, изучающая взаимозависимости между организмами и средой в процессах их жизнедеятельности и размножения, фактически создана трудами Ч. Дарвина (хотя наименование «экология» предложено Геккелем). Можно также сказать, что это наука, ставящая своей задачей изучение борьбы за существование, т. е. важнейшего процесса, лежащего в основе естественного отбора и эволюции в дарвиновском понимании. К сожалению, и это сложилось пока не совсем так. Экология по возникновении получила сразу же свои, и притом очень важные, практические, а следовательно и собственные, теоретические задачи. Изучение динамики численности вредителей сельского и лесного хозяйства приобрело огромное значение для теоретической разработки мер борьбы с животными — вредителями культурных растений. Изучение взаимоотношений между организмами послужило основой для разработки биологических методов борьбы с вредителями, с распространением растений-сорняков, грибных, бактериальных и паразитарных заболеваний. Наконец, появилась и широкая область изучения животных — передатчиков паразитарных и бактериальных болезней человека и домашних животных. Все эти задачи наложили известный отпечаток и на направление теоретических исследований экологов. Учение о биологическом равновесии

явилось не только плодотворной, но и безусловно необходимой рабочей гипотезой экологов. Только при таком искусственном упрощении задачи, вне исторической динамики форм, можно было в первом приближении решать эти вопросы в необходимом для практики направлении. Принцип биологического равновесия, однако, в корне противоречит историческому пониманию процессов размножения, расселения и вытеснения форм, как они были выявлены трудами Дарвина. И экологи поэтому нередко приходили к антидарвинистическим представлениям автогенеза, ортогенеза, преадаптации и т. п. Вместе с тем изучение условий, нарушающих биологическое равновесие, т. е. вызывающих его сдвиг в определенном направлении, является основой, позволяющей подойти и к анализу конкретных факторов исторической динамики численности органических форм. Однако на этот путь экологи вступили лишь в последнее время (L. Dice, G. Turesson, В. Н. Сукачев). Вместе с тем имеются и принципиальные трудности для развития дарвинизма в рамках экологии. Вопросы морфологии, факты исторического преобразования форм, полученные морфологией и палеонтологией, лежат далеко за пределами интересов экологов, а без понимания закономерностей формообразования вряд ли возможна в настоящее время успешная разработка проблем дарвинизма.

Наконец, генетика, наука, изучающая преемственность органических форм в процессе их размножения, т. е. явления изменчивости и наследственности, создана опять-таки трудами самого Ч. Дарвина, построившего и первую по времени теорию наследственности. Однако выход из умозрительного периода развития генетики в единственно плодотворный период применения сознательного эксперимента был дан лишь принятием сильно упрощенных условий опыта. Экспериментирование с отдельными, независимыми признаками и гипотеза их неизменности послужили основой для вскрытия основных эмпирических законов наследственности. Неизбежная вначале схематизация, связанная с упрощением задачи исследователя, привела с логической необходимостью к столкновению с теоретическими представлениями дарвинизма. В генетике (как и в экологии) историческая динамика форм выпала из поля зрения исследователя вследствие необходимости упрощения задачи, необходимости избавиться от лишней переменной величины, в условиях и без того нелегко учитываемого взаимодействия внутренних факторов, по меньшей мере двух организмов, с факторами внешней среды в процессе индивидуального развития. Кроме того, задачи генетики, как и всякой специальной дисциплины, ограничиваются лишь определенным кругом явлений. Изучая основную базу наследственной изменчивости организмов, генетика стоит весьма далеко от тех конкретных взаимозависимостей между организмом и окружающей его естественной средой, в которых мы видим движущие факторы эволюции. Концентрируя свое внимание на закономерностях возникновения и распространения наследственных изменений, генетики были склонны переоценивать значение этих закономерностей и нередко пытались выдвинуть их на первое место для объяснения закономерностей эволюционного процесса. Такое распространение известного ограниченного круга явлений на сложнейшие биологические процессы привело к появлению таких гипотез, как мутационная теория (Г. де Фриз), гибридизационная (Я. Лотси) и преадаптационная (L. Cuénot), которые пытались в противоположность дарвинизму объяснить эволюцию органических форм простым мутированием и комбинированием. В настоящее время, однако, бурно развивается именно дарвинистическая генетика (E. Baur, H. J. Muller, Th. Dobzhansky, Н. В. Тимофеев-Ресовский, E. Ford, G. Müntzing и др.).

В любой из указанных дисциплин учение Дарвина должно быть основой для развития теоретической мысли. Только это и может обеспечить успешную разработку их собственных проблем и достижение практических результатов на высоком уровне современных требований. Однако ввиду ограниченности их задач ни одна из них не может обеспечить успешную разработку основной проблемы дарвинизма — изучения движущих сил и закономерностей эволюционного процесса. Дальнейший прогресс дарвинизма, его подъем на новый, еще более высокий теоретический уровень возможен лишь вне узких рамок существующих научных дисциплин.

Предлагаемая книга посвящена проблемам дарвинизма. Обычно в дарвинизме видят лишь одну из возможных эволюционных теорий. Поэтому можно было бы думать, что наша задача ограничивается односторонним рассмотрением некоторых проблем исторического развития организмов. Мы, однако, считаем дарвинизм единственно правильной теорией. Если все наше внимание концентрируется именно на дарвинизме, это не следует понимать как ограничение поставленной задачи. Прежде всего в книге излагаются и подвергаются обстоятельному критическому разбору также и другие эволюционные представления, во всяком случае те факты, на которые пытаются опереться защитники этих представлений. Мы постараемся охватить весь основной фактический материал, добытый современной биологией, с целью разрешения этих вопросов. Следовательно, задачи дарвинизма понимаются очень широко. Следует также учесть и то обстоятельство, что только в дарвинизме эволюционная теория осуществила синтез всех биологических знаний. Все другие теории характеризуются ограниченным, односторонним охватом материала, и все они поэтому свободно укладываются в рамки тех или других научных дисциплин (генетики, физиологии развития). Именно только в форме дарвинизма эволюционное учение порывает с этими рамками и выходит на самостоятельный путь развития синтетической дисциплины, наиболее широко охватывающей данные биологических наук.

Теория Дарвина разрешила целый ряд важнейших биологических проблем, и, как всякое крупное достижение обобщающей мысли, освещающее по-новому огромное количество фактов, поставила на очередь ряд новых проблем, далеко еще не разрешенных в наши дни.

С точки зрения дарвинизма вполне понятны многие особенности мира живых существ. Единство органического мира, т. е. глубокое сходство строения и отправлений весьма разнообразных организмов (1), прерывистость его многообразия, т. е. разделение на обособленные группы (2), иерархическая субординация, т. е. соподчинение систематических подразделений (3), приспособленность, выражающаяся в соответствии строения и функций организма окружающей его нормальной жизненной обстановке (4), существование своеобразных ископаемых флор и фаун и их преемственность, т. е. связная последовательность во времени (5), особенности географического распределения организмов, явно отражающего исторический ход изменений в распределении суши и воды (6), поразительное сходство между индивидуальным развитием организмов и рядом ступеней их постепенного усложнения от низших к высшим представителям данной группы (типа, класса. . .) (7) — вот краткий перечень некоторых проблем, разрешенных эволюционной теорией в виде учения Дарвина. Эти проблемы вполне разрешены в их общей форме, хотя и ставят еще ряд вопросов, подлежащих более глубокому изучению. К этому нужно прибавить, что 2-я, 3-я и 4-я проблемы оказались для других эволюционных теорий по существу недоступными.

Ряд других важнейших проблем, поставленных Ч. Дарвином, подверглись глубочайшей разработке, однако и до сих пор являются предметом оживленной дискуссии. Наиболее актуальные проблемы современной науки:

1) изменчивость и наследственность как элементарные основы эволюции, и в особенности вопрос об источниках изменчивости; 2) движущие силы эволюции и вопрос о значении естественного отбора, о его формах и направлениях; 3) факторы внутривидовой дифференциации и видообразования; 4) целостность организма в его исторических преобразованиях, т. е. проблема корреляций; 5) закономерности эволюции, и в частности выражения ее необратимости, направленности и т. п.; 6) механизм контроля и регуляции эволюционного процесса.

С этими теоретическими проблемами связаны и задачи практики: овладение изменчивостью; эффективность разных методов селекции в различных условиях культуры; реконструкция флоры и фауны, ограждение наших культур от вредных организмов и неблагоприятных влияний, освобождение человека от угрозы распространения паразитарных и бактериальных заболеваний.

Часть первая

Основы дарвинизма

ГЛАВА I

ПРОИСХОЖДЕНИЕ МИРА ОРГАНИЗМОВ

Любопытно созерцать густо заросший берег, покрытый многочисленными разнообразными растениями, птиц, поющих в кустах, насекомых, порхающих вокруг, червей, ползающих в сырой земле, и думать, что все эти прекрасно построенные формы, столь отличающиеся одна от другой и так сложно одна от другой зависящие, были созданы благодаря законам, еще и теперь действующим вокруг нас. Эти законы в самом широком смысле — Рост и Воспроизведение, Наследственность, почти необходимо вытекающая из воспроизведения, Изменчивость, зависящая от прямого или косвенного действия жизненных условий и от упражнения и неупражнения, Прогрессия размножения, столь высокая, что она ведет к Борьбе за жизнь и ее последствию — Естественному отбору, влекущему за собой Расхождение признаков и Вымирание менее совершенных форм. Таким образом, из войны природы, из голода и смерти непосредственно вытекает самый высокий результат, который ум в состоянии себе представить, — образование высших животных.

Ч. Дарвин.

Земля имеет свою историю. Не всегда на ней были такое распределение суши и моря, такие почвы и такие климатические условия, как в настоящее время. Более того, мы можем считать установленным, что в далекие геологические времена условия жизни очень сильно отличались от современных. В начале палеозоя, т. е. несколько сот миллионов лет тому назад, не было ни наземных животных, ни наземных растений — суша представляла почти безжизненную пустыню. Еще много ранее не было и высших водных организмов, а отсутствие свободного кислорода делало, быть может, жизнь и вообще невозможной. Земля не всегда была населена. Жизнь возникла на известной стадии развития земной коры. Организмы лишь постепенно расселялись по земле. Вместе с тем ископаемые остатки организмов показывают, что раньше земля была населена иными, и притом значительно менее совершенными, организмами. В течение долгой истории развития земной коры возникали все новые организмы. Как они появились и откуда взялись современные нам растения и животные?

1. ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

По религиозным представлениям большинства народов как сама земля, так и населяющие ее живые существа сотворены божеством, и притом именно такими, какими мы их знаем.

В науке вера в сотворение организмов называется креационизмом (creatio — сотворение). Креационистские представления держались в том или ином виде до середины прошлого века, а в замаскированной форме веры в деятельность особых непознаваемых творческих сил довольно распространены и в настоящее время.

Однако уже очень давно в наиболее культурных странах древности — в Греции и позднее в Риме — отдельные философы-натуралисты доходили до представления о естественном развитии всех вещей, в том числе и живых организмов, из первичных элементов или стихий.

Гераклит (540—480 гг. до н. э.) учил о вечном движении материи и о борьбе противоположностей как источнике жизни и гармонии. Эмпедокл

(485—425 гг. до н. э.) говорил о постепенном развитии организмов из случайного соединения частей. Демокрит (460—360 гг. до н. э.) полагал, что части организма находятся в необходимой зависимости от условий внешней среды, и так же, как Эмпедокл, считал, что только удачные сочетания частей приводили к жизнеспособной организации.

Взгляды этих греческих философов-материалистов развивались затем в весьма поэтической форме древнеримским философом Лукрецием Каром (95—55 гг. до н. э.). Аристотель (384—322 гг. до н. э.), крупнейший натуралист древности, стоявший в общем на идеалистических позициях, также держался некоторых представлений о развитии организмов. Он, правда, полагал, что процесс развития направляется «конечными причинами» и «целями». Исследования и представления Аристотеля имели огромное влияние на дальнейшее развитие науки. Особо следует отметить значение его попыток дать научную классификацию организмов, его исследований строения и отправлений весьма значительного числа животных. Аристотель обращает внимание на единство строения высших животных, на сходство в положении и строении их органов, устанавливает известную градацию в цепи форм от низших ступеней организации к высшим, наиболее сложным формам и, наконец, улавливает известные закономерности в соотносительном развитии органов: «... природа дает одной части то, что она забирает у другой части». Таким образом, мы находим у Аристотеля в зачатке представления о единстве строения организмов и о их последовательной градации, о гомологии органов и о их корреляции в развитии (точнее, о их равновесии и о компенсациях при их изменении).

Вместе с тем, однако, все представления Аристотеля подчинены его телеологическим воззрениям: функция определяет строение органа, поскольку последний всегда существует для совершения известных действий. Эти действия и есть цель, ради которой существует данный орган. К началу прошлого столетия эти взгляды были восприняты и развиты знаменитым морфологом Ж. Кювье.

Мысль о естественном развитии организмов, возникшая у древнегреческих философов-материалистов, встречается затем вновь, в более ясной форме, лишь у философов и натуралистов XVIII в. — Ж. Ламеттри, Д. Дидро и др.

Различные представления о естественном развитии организмов принято называть э в о л ю ц и о н и з м о м (evolutio — развитие). Ни древние греки, ни натурфилософы XVII—XVIII вв. не создали и не могли создать подлинной эволюционной теории. В их высказываниях имеются лишь элементы эволюционизма, не связанные в какую-либо целостную концепцию. Наука того времени не обладала еще достаточными фактами, чтобы противопоставить вере в сотворение подлинное знание истории организмов.

Известный натуралист Ж. Л. Бюффон (1707—1788) имел возможность изучить как огромное число современных растений и животных, доставлявшихся ему из различнейших стран, так и весьма значительный палеонтологический материал. Он также был не чужд некоторых эволюционных представлений. Бюффон приписывал большое значение влияниям климата, питания и одомашнивания и соответственно пытался объяснить исторические изменения флор и фаун изменениями климата земли и соответствующими миграциями животных, сопровождавшими постепенное охлаждение земного шара.

Морфолог Э. Ж. Сент-Илер (1772—1844) допускал возможность резкой трансформации организмов и защищал (вопреки Кювье) мысль о единстве плана строения всех живых существ. В качестве фактора, преобразовывающего организацию живых существ, предполагалась внешняя среда в виде климатических и вообще физических влияний.

Все эти высказывания не объединялись, однако, в какую-либо теорию, и только у Ламарка мы впервые встречаем вполне последовательно развитую мысль о постепенном развитии всех организмов из простейших форм жизни и первую попытку объяснить это развитие действием естественных сил, влияющих, как это показывают наблюдения, на организацию растений и животных.

По учению Ж. Б. Ламарка (1744—1829), изложенному в его знаменитой «Философии зоологии» (1809), весь мир организмов развивался исторически, согласно естественным законам, из простейших форм жизни. Однако надо прибавить, что эти непреложные законы, по убеждению Ламарка, установлены творцом. Развитие органического мира шло путем естественной «градации» от простых форм организации к все более сложным и совершенным. Движущей силой в данном случае является «постоянное стремление природы к постепенному усложнению видоизменений в строении организма», или «стремление природы к прогрессу». В этом выражается первый, и притом важнейший, принцип эволюции как один из «естественных законов» природы. Это развитие по пути усложнения организации не определяется влиянием каких-либо условий существования. Наоборот, в постоянной и неизменной среде градация должна была бы, по Ламарку, обнаружиться в наиболее правильном, чистом виде. На самом деле, однако, в силу влияния различных «обстоятельств», т. е. различных факторов и условий внешней среды, животные вынуждены изменять свои привычки, а следовательно, и свое строение, нарушая этим правильность градаций. В этом выражается второй принцип исторического развития организмов (который занял в представлениях позднейших ламаркистов главное место), изложенный в известных законах Ламарка.

П е р в ы й з а к о н. «Во всяком животном, не достигшем предела своего развития, более частое и неослабевающее употребление какого-нибудь органа укрепляет мало-помалу этот орган, развивает его, увеличивает и сообщает ему силу, соразмерную с длительностью самого употребления, тогда как постоянное неупотребление его неприметно ослабляет его, приводит в упадок, последовательно сокращает его способности и, наконец, вызывает его исчезновение».

В т о р о й з а к о н. «Все, что природа заставила особей приобрести или утратить под влиянием обстоятельств, в которых с давних пор пребывала их порода, и следовательно, под влиянием преобладающего употребления известного органа или под влиянием постоянного неупотребления известной части, — все это она сохраняет путем размножения в новых особях, происходящих от прежних, если только приобретенные изменения общи обоим полам или тем особям, от которых произошли новые».

Здесь предполагается, что изменение внешних условий ведет к изменению потребностей животных, обитающих в этих условиях. Изменение потребностей приводит к изменению привычек, направленных к удовлетворению этих потребностей. Изменение привычек связано с усиленным упражнением одних органов и неупражнением других. Упражнение органов влечет за собой их усиление, а неупражнение ведет к их ослаблению. Эти изменения передаются по наследству и усиливаются в ряду поколений.

Ясно, что этот второй принцип эволюционной теории Ламарка занимает подчиненное положение: в силу косвенного влияния внешней среды через упражнение и неупражнение органов животные изменяются соответственно этим условиям, но не усложняются и не совершенствуются. Основным принципом эволюции, по Ламарку, является градация как «естественный закон» природы.

Ламарк отвергал телеологические представления, дающие лишь видимость объяснения, и искал причины, приведшие с необходимостью к суще-

ствующей приспособленности организмов к окружающей среде. И все же «законы» Ламарка телеологичны по существу, так как включают представлению об изначальной целесообразности реакций всех организмов на упражнение и неупражнение органов и на изменение внешней среды вообще.

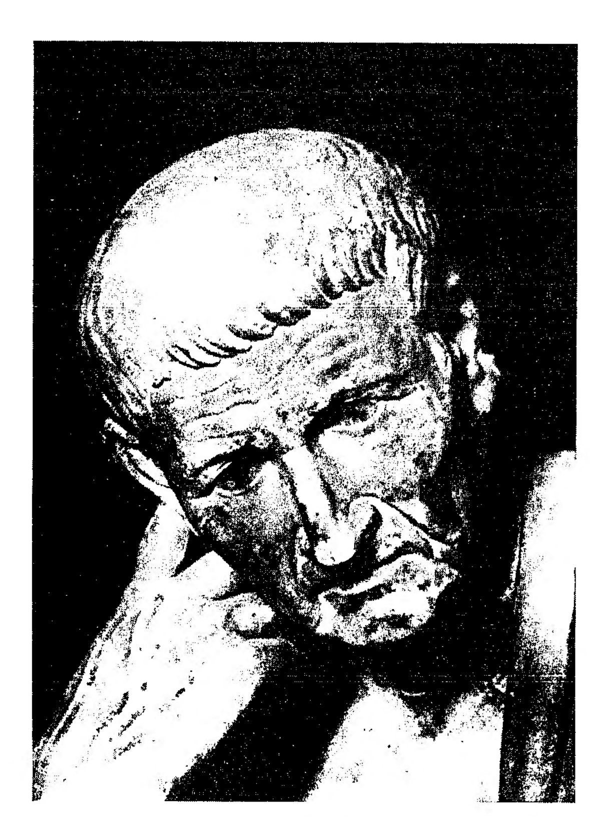
Теория Ламарка в свое время не имела успеха, и надо сказать, что она и не была достаточно обоснованной. Крупнейшему авторитету того времени — зоологу, морфологу и палеонтологу Ж. Кювье (1769—1832) — не составило особого труда отвергнуть представления современных ему эволюционистов при помощи бесспорных фактов, показывающих отсутствие заметных изменений у известных в то время животных за, казалось бы, огромное время, измеряемое тысячелетиями человеческой истории (Кювье внимательно изучил остатки животных, вывезенные из египетских пирамид). Колоссальные периоды времени, на которые ссылался Ламарк, казались тогда фантастическими.

Понадобились десятилетия работы геологов над изучением истории земли, чтобы добыть действительные знания о процессах, протекавших в земной коре, и определить масштабы времени, в течение которого развивалась на ней жизнь. В этой связи нельзя не упомянуть Ч. Лайеля (1797—1875) как основателя современной геологии, положившего конец теории катастроф Кювье и объяснившего всю историю земной коры деятельностью тех же сил, которые проявляются и в настоящее время. Теперь, на основании новейших данных, мы уже твердо знаем, что история организмов на земле охватывает время во всяком случае не менее миллиарда лет.

Предпосылки дарвинизма

Эволюционная теория могла быть построена и могла рассчитывать на успех только на известном уровне развития естествознания, и в частности геологии и биологии. Систематика растений и животных, достигшая уже к началу XIX в. высокого уровня, на каждом шагу сталкивалась с трудностью дать вполне объективный критерий видовых различий. Между тем по господствовавшим еще креационистским представлениям каждый вид считался результатом отдельного акта творения («видов существует столько, сколько их создало изначально бесконечное существо» — К. Линней) и, следовательно, не мог быть связан в каких-либо отношениях с другим видом. К большим трудностям привели и успехи морфологии. Глубокое сходство в строении значительных групп организмов заставляло уже говорить о их взаимной «близости» и даже о их «родстве». Последнее понималось фигурально, т. е. как единство плана их строения (Сент-Илер). Возникло учение о «типах» животного царства (Кювье), которое было углублено благодаря эмбриологическим исследованиям, показавшим поразительное сходство ранних стадий развития зародышей животных, принадлежащих к одному типу (К. Бэр, 1792—1876). Открытие клеточного строения показало общее сходство строения даже таких далеких организмов, как животные и растения. Наконец, учение о гомологии органов, объединявшее общие закономерности этого «типического» сходства (Сент-Илер, Р. Оуэн, 1804—1892), и учение о параллелизме последовательных стадий зародышевого развития высших животных и ряда ступеней их совершенствования при переходе от «низших» к «высшим» животным (К. Кильмейер, 1765—1844, И. Меккель, 1781—1833) ставили перед биологией целый ряд задач, совершенно неразрешимых с позиций креационизма.

Однако успехи естествознания и прогресс теоретической мысли в области биологии в свою очередь были обусловлены крупнейшими сдвигами



Аристотель
(384—322 гг. до н. э.).



Ж. Б. Ламарк
(1744—1829).



Ж. Кювье
(1769—1832).

в общественных отношениях того времени. Они были подготовлены развитием социально-экономических отношений в первой половине прошлого века. Если мы не будем этого учитывать, мы не поймем ни причин возникновения эволюционного учения, ни его значения для дальнейшего развития культуры, науки и сельского хозяйства, ни значения личности и творчества самого Ч. Дарвина в развитии величайшей биологической теории.

Развитие капиталистических форм хозяйства было связано с дальнейшим ростом производительных сил, с организацией совершенно новых производств, требовавших новых источников сырья и новых рынков. Отсюда — колониальная экспансия, вызвавшая ряд исследовательских экспедиций, результатом которых было дальнейшее накопление научных

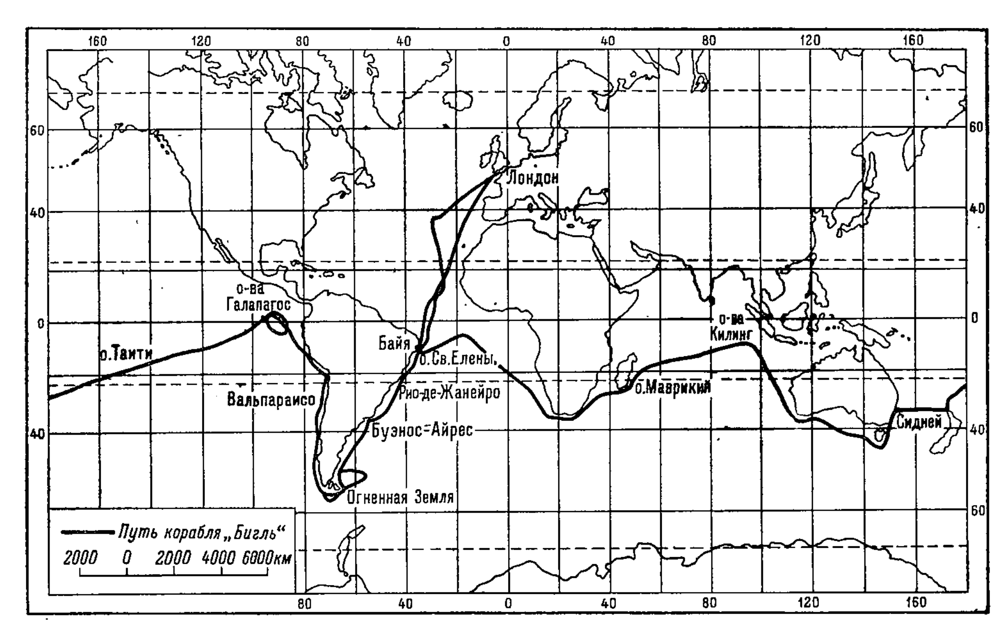


Рис. 1. Маршрут кругосветного путешествия Дарвина на корабле «Бигль» (1831—1836)

материалов, в частности по геологии и биологии (в одной из таких экспедиций принял участие и Ч. Дарвин). С другой стороны, и сельское хозяйство начинало в Англии приобретать капиталистические формы. Интенсификация культур, проблема повышения урожайности ставили вопрос о создании более продуктивных сортов культивируемых растений. Животноводство, достигшее невиданных ранее масштабов, стало на путь сознательного улучшения пород домашних животных. И именно в Англии в этом направлении были достигнуты крупные успехи. Человек явно овладевал искусством изменять природу животных и растений, что никак не вязалось с представлением о их неизменности.

Таким образом, успехами биологии и сельского хозяйства, связанными с бурным развитием буржуазного общества, к середине прошлого века была окончательно подготовлена почва для действительно научной разработки эволюционной теории. Это и было сделано Ч. Дарвином (1809—1882). Ч. Дарвин пришел к эволюционизму совершенно самостоятельно, на основании наблюдений, сделанных им во время кругосветного путешествия по южному полушарию (рис. 1). Нахождение в Южной Америке ископаемых остатков броненосцев и ленивцев (рис. 2), которые в иных фор-

мах встречаются и в настоящее время в той же Южной Америке, а также нахождение на удаленных островах (Галапагосские острова) животных явно материкового происхождения, но в то же время отличающихся от материковых видов, имело для Ч. Дарвина решающее значение. В течение 20 лет Дарвин собирал материалы для построения эволюционной теории. Им использованы, кроме материалов, собранных во время путешествия, музейных и литературных, также данные очень многих его корреспондентов, нередко ставивших определенные наблюдения по просьбе Ч. Дарвина. В особенности Ч. Дарвин поддерживал связь с растениеводами и животноводами, сам культивировал многие растения и животных, вел над ними



Рис. 2 Скелеты ленивцев Южной Америки.
1 — ископаемый *Mylodon robustus*; 2 — современный *Bradipus tridactylus*.
Их нахождение в одной стране навело молодого Дарвина на мысль о естественном происхождении современных форм от ископаемых.

наблюдения, ставил опыты скрещивания и другие строго продуманные эксперименты. Результатом этого огромного труда и явилось его «Происхождение видов» (1859) — синтез всех научных знаний того времени. Это произведение, по своей глубине далеко опередившее свой век, остается и в настоящее время венцом прогрессивной биологии. Ч. Дарвин доказал происхождение всего мира организмов из одного корня, путем их постепенного расхождения, обособления все новых форм, их непрерывного приспособления к окружающим условиям жизни и почти неуклонного усложнения организации. Он впервые дал последовательную материалистическую теорию, объясняющую этот процесс эволюции и его неизбежное следствие — необычайное разнообразие форм жизни, представленных множеством явно друг от друга обособленных групп особей — видами. Эта теория естественного отбора, т. е. переживания в борьбе за существование наиболее приспособленных особей, была одновременно с Ч. Дарвином высказана и А. Уоллесом (1823—1913) на основании наблюдений над фауной Малайского архипелага (оба сообщения напечатаны одновременно в 1858 г. в журнале Линнеевского общества). Однако известно, что Ч. Дарвин работал над своей теорией уже раньше. Еще во время своего путешествия, пораженный характером фауны Галапагосских островов, он внес в свою записную книжку следующее замечание по поводу особенностей тамошних дроздов-пересмешников (*Mimus*): «Если имеется хотя бы малейшее основание для этих замечаний, то зоология Архипелага вполне заслуживает исследования; ибо такого рода факты подорвали бы неизменность видов». После возвращения на родину, уже в 1837 г., Дарвин стал систематически собирать материалы, касающиеся проблемы происхождения видов: «В июле начал первую записную книжку о „трансмутации видов“. Приблизительно с предыдущего марта был крайне поражен характером южноамериканских ископаемых и видов Галапагосского архипелага. Эти факты (особенно последний) положили начало всем моим воззрениям». В 1842 г. Дарвин сделал уже первый набросок своей теории (объемом 35 страниц). В 1844 г. он изложил ее в рукописной статье объемом 230 страниц. Эти статьи были напечатаны лишь после смерти автора, однако в них заключались уже все существенные элементы теории Дарвина, за исключением лишь принципа расхождения признаков.

Дарвин обработал гораздо больший и неизмеримо более разносторонний материал, чем Уоллес, и провел сразу же гораздо более глубокий его анализ. Поэтому общепризнанным автором теории является Ч. Дарвин, давший затем дальнейшее развитие теории в применении к человеку, к домашним животным и культивируемым растениям, а также разработавший ряд важнейших частных проблем биологии уже на базе эволюционной теории (приспособление растений к перекрестному опылению, возникновение способности к движению у растений и др.).

Благодаря трудам Ч. Дарвина происхождение всех организмов из гораздо более простых форм жизни стало несомненным. Факт органической эволюции был доказан с максимальной убедительностью. Прежняя вера в сотворение всех живых существ окончательно уступила место точному знанию истории их развития.

Заслуга Ч. Дарвина не ограничивается, однако, доказательством реальности эволюции. Дарвин разработал замечательную теорию, в которой полностью вскрыты и основные движущие силы этой эволюции.

2. УЧЕНИЕ Ч. ДАРВИНА

> Употребляемые натуралистами термины — сродство, родственная связь, общность типа, отцовство, морфология, приспособительные признаки, рудиментарные и абортивные органы и т. д. — перестанут быть метафорами и получат ясный смысл. Когда мы перестанем смотреть на органическое существо, как дикарь смотрит на корабль, т. е. как на нечто превышающее его понимание; когда в каждом произведении природы мы будем видеть нечто, имеющее длинную историю; когда в каждом сложном строении или инстинкте мы будем видеть итог многочисленных приспособлений, каждое из которых полезно их обладателю, подобно тому как всякое великое механическое изобретение есть итог труда, разума и даже ошибок многочисленных тружеников; когда мы выработаем такое воззрение на органические существа, — как неизмеримо, — говорю на основании личного опыта, — возрастет интерес, который представит нам изучение естественной истории.
>
> Ч. Дарвин.

Во время своего путешествия на корабле «Бигль» Ч. Дарвин задумывался над сходством ископаемых представителей фауны (*Megatherium*, *Megalonyx*, *Scelidotherium*, *Mylodon* и др.) Южной Америки с современными ленивцами и броненосцами. Предположения о повторности актов творения казались ему маловероятными. Более естественной представлялась мысль, что современные представители этих групп являются видоизмененными потомками ископаемых. При изучении островных фаун Ч. Дарвин обращает внимание, с одной стороны, на их своеобразие,

а с другой — на их сходство с фаунами ближайших материков. Если эти островные виды созданы для жизни на островах, то почему они так сходны с материковыми формами? Почему острова Зеленого Мыса имеют фауну, сходную, хотя и не идентичную, с африканской, а Галапагосские острова — фауну, напоминающую южноамериканскую? Почему между фаунами удаленных друг от друга архипелагов имеются такие большие различия, если на островах условия существования, в сущности, весьма сходные? Ведь если бы животные были созданы для той среды, в которой они обитают, то естественно было бы ожидать далеко идущего сходства между населением Галапагосских островов и островов Зеленого Мыса. Не естественнее ли предположить, что фауна островов сходна с материковой фауной только потому, что она происходит от материковых форм, так или иначе попавших на эти острова? Почему своеобразные представители островных фаун, как например гигантские сухопутные черепахи Галапагосских островов, а также местные птицы — вьюрки (*Geospiza*) и пересмешники (*Mimus*) — распадаются на ряд видов и разновидностей, ограниченных в своем распространении одним островом? Неужели нужно предполагать, что для каждого острова был сотворен особый вид или разновидность? Не естественнее ли предположение, что представители одной группы произошли от одного общего родоначальника, расселившегося по островам и видоизменившегося в различных направлениях? Дарвин пишет в своем «Путешествии»: «Можно действительно представить себе, что в связи с первоначальной бедностью птиц на этом архипелаге был взят один вид и модифицирован в различных концах архипелага».

Таким образом, у Ч. Дарвина была подорвана вера в сотворение отдельных видов животных. Место этой веры заняло убеждение в естественном происхождении видов от иначе организованных предковых форм. По возвращении в Англию он поставил поэтому своей задачей разрешить не только вопрос о реальности исторического преобразования видов, но и вопрос о способах и причинах изменения животных и растительных форм. Для разрешения этих вопросов Ч. Дарвин обратил главное внимание на изучение домашних животных и культивируемых растений, так как несомненно человеку удалось добиться больших изменений их организации при выведении множества различных пород и сортов. Дарвин пишет во введении к «Происхождению видов»: «Что касается вопроса о происхождении видов, то вполне мыслимо, что натуралист, размышляющий о взаимном сродстве между органическими существами, об их эмбриологических отношениях, их географическом распространении, геологической последовательности и других подобных фактах, мог бы прийти к заключению, что виды не были созданы независимо одни от других, но произошли, подобно разновидностям, от других видов. Тем не менее подобное заключение, хотя бы даже хорошо обоснованное, оставалось бы неудовлетворительным, пока не было бы показано, почему бесчисленные виды, населяющие этот мир, изменились таким именно образом, что они приобретали то совершенство строения и взаимоприспособления, которое справедливо вызывает наше изумление. Натуралисты постоянно ссылаются на (влияние) внешние условия, каковы климат, пища и т. д., как на единственную возможную причину изменений. В известном, ограниченном смысле, как будет показано далее, это, может быть, и верно; но было бы нелепо приписывать одним (влиянию) внешним условиям организацию, например, дятла с его ногами, хвостом, клювом и языком, так поразительно приспособленными к ловле насекомых под корою деревьев. Равным образом и в отношении омелы, получающей свое питание из известных деревьев и имеющей семена, разносимые некоторыми птицами, и раздельнополые цветы, безусловно нуждающиеся в содействии известных насекомых для переноса пыльцы с одного цветка на другой, — было бы

нелепо объяснять строение этого паразита и его связи с различными группами органических существ действием внешних условий, привычкой или волевым актом самого растения.

«Поэтому в высшей степени важно получить ясное представление о способах изменения и взаимоприспособления (организмов). В начале моих исследований мне представлялось вероятным, что тщательное изучение домашних животных и возделываемых растений представило бы лучшую возможность разобраться в этом темном вопросе. И я не ошибся; как в этом, так и во всех других запутанных случаях я неизменно находил, что наши сведения об изменении при одомашнении, несмотря на их неполноту, всегда служат лучшим и самым верным ключом» (Дарвин).

Происхождение домашних животных и культивируемых растений

Домашние животные и культивируемые человеком растения в известной мере сходны с определенными дикими видами животных и растений. Это сходство не объясняется представлениями об их сотворении. Почему домашних животных нужно было создавать по образу и подобию диких? И почему в разных местностях созданы столь различные породы? Гораздо вероятнее, что домашние животные произошли от диких. Вместе с тем трудно допустить, что некоторые дикие виды в их естественном многообразии были просто полностью приручены человеком и в своем первобытном состоянии не сохранились, т. е. что наши многочисленные породы представляют результат простого одомашнивания столь же многочисленных диких форм (видов и разновидностей). Так как все домашние породы отличаются от всех ныне существующих диких форм целым рядом признаков, особо ценимых человеком, то гораздо вероятнее предположить, что они изменились в определенных направлениях и что человек каким-то образом повлиял на направление этих изменений. Человек не просто выбрал из дикой фауны и флоры подходящие для культивирования организмы. Он их изменил в нужных направлениях и увеличил разнообразие их форм, создав и продолжая создавать из немногих диких видов все новые хозяйственно ценные породы и сорта.

Своими исследованиями Дарвин как раз и доказал правильность этих предположений. Анализируя проблему происхождения отдельных видов домашних животных, Дарвин внимательно останавливается на выявлении их конкретных родоначальников среди представителей дикой фауны. Особенное внимание Ч. Дарвина привлекли породы домашнего голубя. Число хорошо выраженных пород голубей свыше 150, а вообще их насчитывается несколько сотен. Различные породы во многом чрезвычайно отличаются друг от друга (рис. 3). При этом различия эти касаются не только внешности, т. е. общих пропорций, цвета и характера оперения, но и глубоко захватывают всю организацию. Весьма различны длина клюва (длинный клюв гонца и короткий клюв турмана или дутыша), длина конечностей (длинные ноги дутыша и короткие ноги турмана), различно число хвостовых перьев (от 12 перьев у большинства пород голубей до 48 перьев у трубастого голубя), различно число позвонков и строение грудины. Учитывая глубину этих различий, Дарвин подчеркивает, что в некоторых отношениях эти различия таковы, что систематика могла бы на этом основании отнести различные породы к разным видам и даже родам. И однако Дарвин с уверенностью приходит к заключению, что все породы домашнего голубя, несмотря на эти глубокие различия, произошли от одного дикого вида — скалистого голубя *Columba livia*, который и в настоящее время обитает по берегам Средиземного и Черного морей и по европейскому побережью Атлантического океана. При всех своих различиях домашние

голуби все же гораздо ближе к скалистому голубю, чем к какому бы то ни было другому дикому виду. Сходство это простирается и на инстинкты. Подобно дикому скалистому голубю, гнездящемуся на скалах, домашние

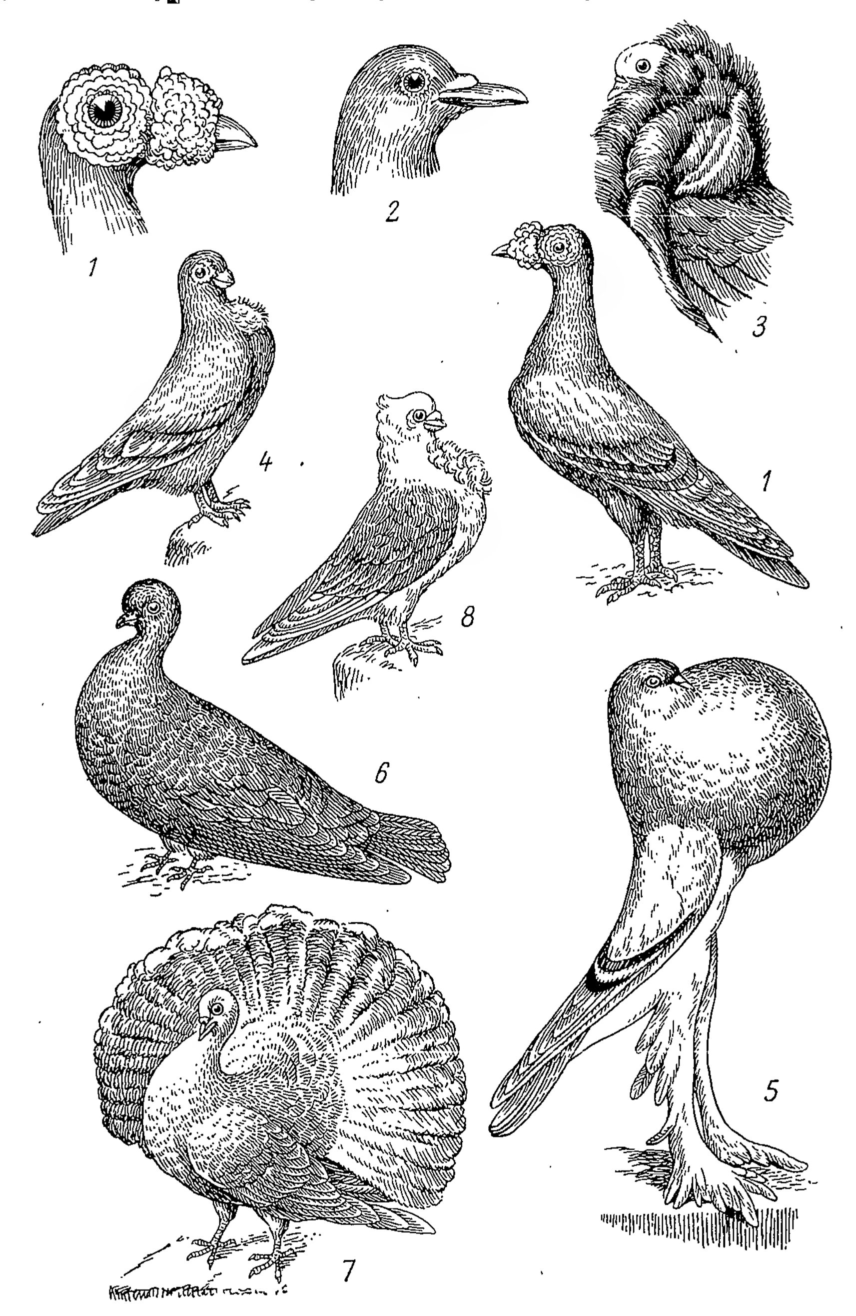


Рис. 3. Породы домашнего голубя.

1 — гонец; *2* — дикий голубь; *3* — якобинец; *4* — совиный голубь; *5* — дутыш; *6* — турман; *7* — трубастый голубь; *8* — кудрявый голубь.

голуби гнездятся на зданиях, но не на деревьях. Наконец, особенно интересно, что при скрещивании разных пород домашнего голубя Дарвин многократно наблюдал в потомстве возврат (атавизм) к окраске родоначальной дикой формы. Многие гибриды были по своей сизой окраске поразительно сходны со скалистым голубем. В пользу того, что именно все породы домашнего голубя произошли лишь от одного дикого вида, гово-

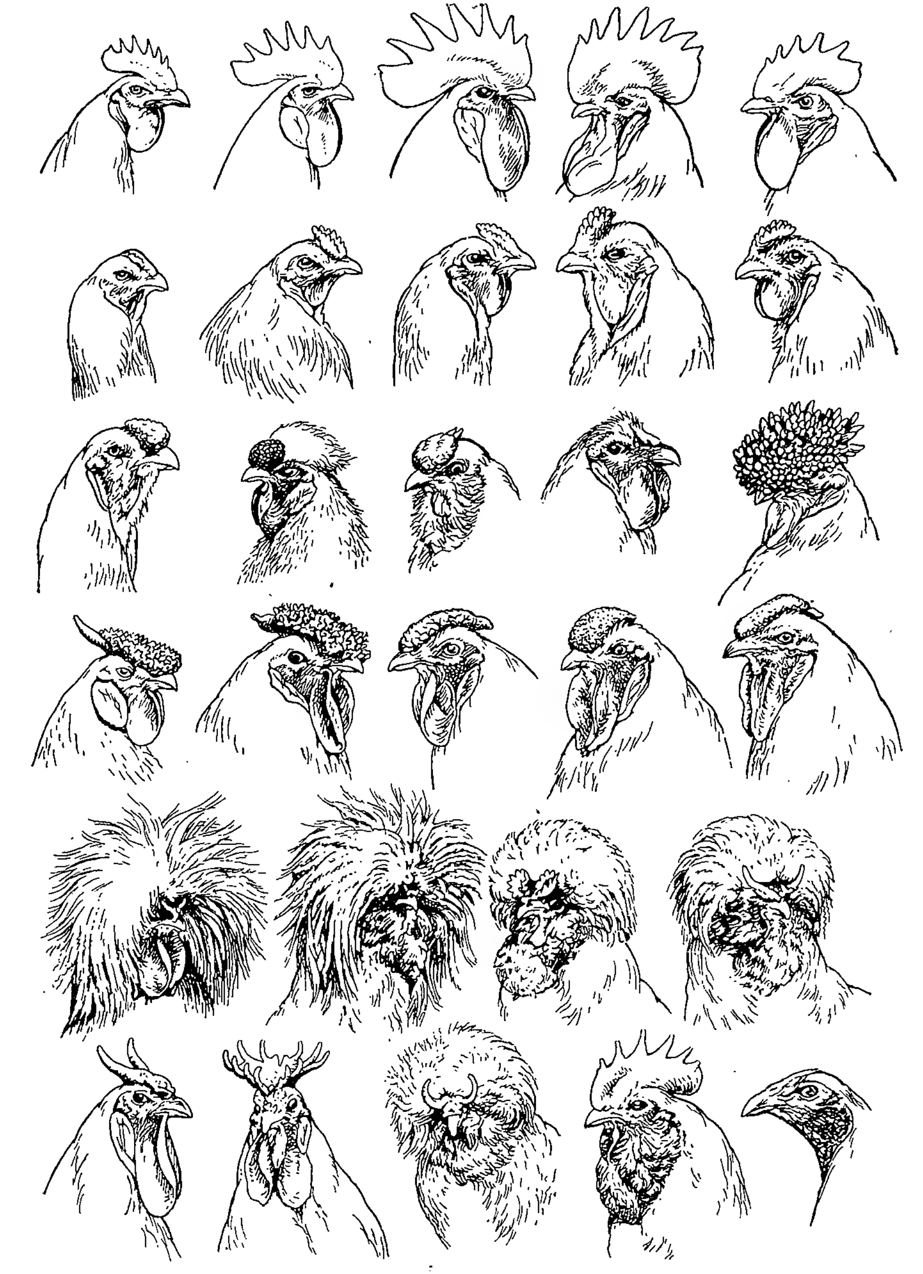
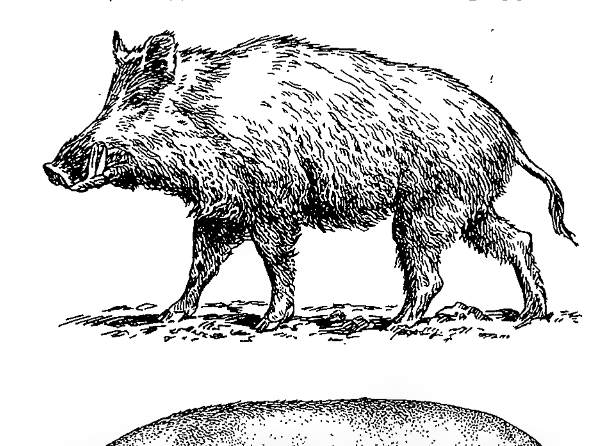


Рис. 4. Изменчивость головных придатков у петухов. Форма придатков типична для определенной породы.

рит также свободная скрещиваемость и неограниченная плодовитость всех гибридов между ними.

Таким образом, все породы домашнего голубя обязаны своими различиями человеку, который их вывел из одного вида — дикого скалистого голубя.

По вопросу о происхождении домашних кур Дарвин произвел не менее обстоятельное исследование. Несмотря на весьма крупные различия между многочисленными породами домашних кур, различия, простирающиеся на самые разнообразные признаки окраски, характера головных придатков (рис. 4) и оперения, общей величины и пропорций, формы черепа и др., все они обнаруживают известное сходство по морфологическим и физиологическим признакам лишь с одним диким видом Индии и Малайского архипелага — банкивской курицей *Gallus bankiva*. Сходство по окраске и другим признакам, сходство голоса, легкая приручаемость и плодовитость при скрещивании с домашней курицей заставили Дарвина считать именно этот дикий вид родоначальной формой, из которой человек вывел все породы домашних кур (и прежде всего наиболее к ней близкие бойцовые породы). Для собак Дарвин принимает происхождение их от нескольких близких диких видов. Однако он подчеркивает, что различия между исходными дикими видами, конечно, были гораздо менее значительными, чем различия между такими крайними формами домашней собаки, как борзая, бульдог, сенбернар, шпиц, пудель или левретка. Существующие породы домашней свиньи выведены из двух диких видов: *Sus scrofa* (рис. 5) и *Sus vittatus*. Разнообразные породы домашней овцы выведены, быть может, из 2—3 диких видов. Породы крупного рогатого скота — от двух видов. Относительно лошади Дарвин установил, что она выведена из одного дикого вида.



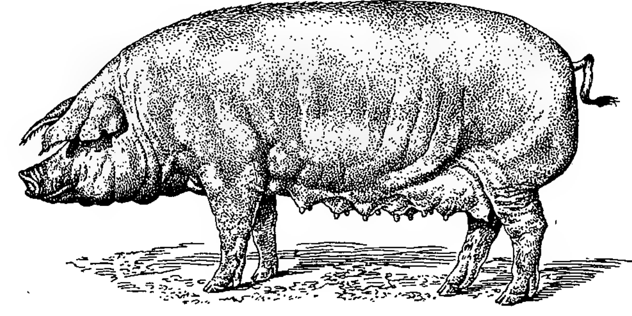


Рис 5. Дикая свинья (*Sus scrofa*) и английская домашняя свинья.

Редукция шерстного покрова, небольшие конечности, короткая морда и особенно мощный слой подкожного жира как результат одомашнивания, сопровождавшегося искусственным отбором.

Во всех этих случаях человеку удалось получить огромное разнообразие форм и весьма глубокие различия между отдельными породами. Как же это было достигнуто? «Отчасти это может быть отнесено на долю прямого и определенного действия внешних условий, отчасти — на долю привычки; но было бы слишком смело пытаться объяснять этими фактами различия между ломовой и скаковой лошадью, между борзою и ищейкой, гонцом и турманом. Одна из самых замечательных особенностей наших домашних пород заключается в том, что мы видим у них приспособления, полезные, правда, не для самого животного или растения, а для потребностей или прихоти человека» (Дарвин). Дарвин ссылается на опыт выдающихся животноводов и растениеводов его времени. «Ключ к объяснению заключается во власти человека накоплять изменения путем отбора: природа доставляет последовательные изменения; человек слагает их в известных, полезных ему направлениях. В этом смысле можно сказать, что он сам создал полезные для него породы». «Результаты, достигнутые английскими животноводами, всего лучше доказываются громадными ценами, уплачиваемыми за животных с хорошей родословной, которые вывозятся во все концы света. Улучшение ни в коем случае не достигается скрещиванием различных пород; все лучшие животноводы высказываются решительно против этого приема, практикуя его разве только в применении к близким между собой подпородам. А в тех случаях, когда было произведено скрещивание, самый строгий отбор оказывается еще более необходимым, чем в обыкновенных случаях. Если бы отбор заключался только в отделении резко выраженной разновидности и разведении ее, то принцип этот был бы до того очевиден, что едва ли заслуживал бы внимания; но его значение заключается в громадных результатах, получаемых накоплением в одном направлении у следующих друг за другом поколений различий, совершенно незаметных для непривычного глаза, — различий, которые я, по крайней мере, тщетно пытался оценить» (Дарвин).

Казалось бы, этому противоречит тот факт, что домашние животные выведены были еще доисторическим человеком, когда вряд ли могла быть речь о «методическом» отборе, т. е. о сознательном применении методов современных Дарвину английских животноводов. Однако Дарвин указывает на весьма вероятное при этом значение бессознательного отбора. Последний является необходимым результатом простого сохранения наиболее ценных животных (наиболее удойной коровы, лучше несущейся курицы) и получения от них приплода, в то время как особи, менее выгодные для содержания, убивались и съедались в первую очередь. Человек думал при этом лишь о своей непосредственной выгоде, а вовсе не задавался целью улучшить или хотя бы изменить породу. В этом смысле отбор был бессознательным, однако он мог быть весьма эффективным, в особенности при тех длительных сроках, в течение которых развивалось человечество.

Если верно предположение Дарвина, что проводившийся человеком бессознательный искусственный отбор (дополненный позднее методическим отбором) привел к образованию домашних животных и культурных растений из их диких родоначальных видов, то вполне понятным становится то обстоятельство, что наши домашние породы животных и сорта растений несут на себе «отпечаток потребностей и прихоти человека» (рис. 3—6). Насколько быстрые результаты дает искусственный отбор, видно на примере породообразования у канареек, ввезенных в Европу лишь в XVI в. (рис. 7).

Среди крупного рогатого скота различают рабочий скот, мясной и молочный. Масштаб изменений ясен из того, что полудикая корова дает удой в 700—800 литров в год, а отдельные особи современной культурной коровы — до 10 000 литров и более. Овцы разводятся мясные и шерстные. Достижения отбора видны из того, что у старой немецкой породы овец на 1 кв. дюйм приходится около 5000 волос, а у мериноса — до 48 000 волос. Среди кур наряду с декоративными породами, удовлетворяющими эстетическим наклонностям человека (хохлатые куры, шелко-

вистые, японские, карликовые и т. п.), различают мясные и яйценоские. Результаты отбора у последних видны по тому, что дикая курица откладывает 25 яиц в год, а хорошая домашняя несушка 200—300 и даже более яиц. Породы лошадей также определяются требованиями человека в отношении перевозки тяжестей или скорости передвижения. Отсюда резкие различия крайних форм — тяжеловоза и английской скаковой. Все эти свойства домашних животных ценятся человеком, но вовсе не выгодны для самих животных. У домашней свиньи, например, возможно такое

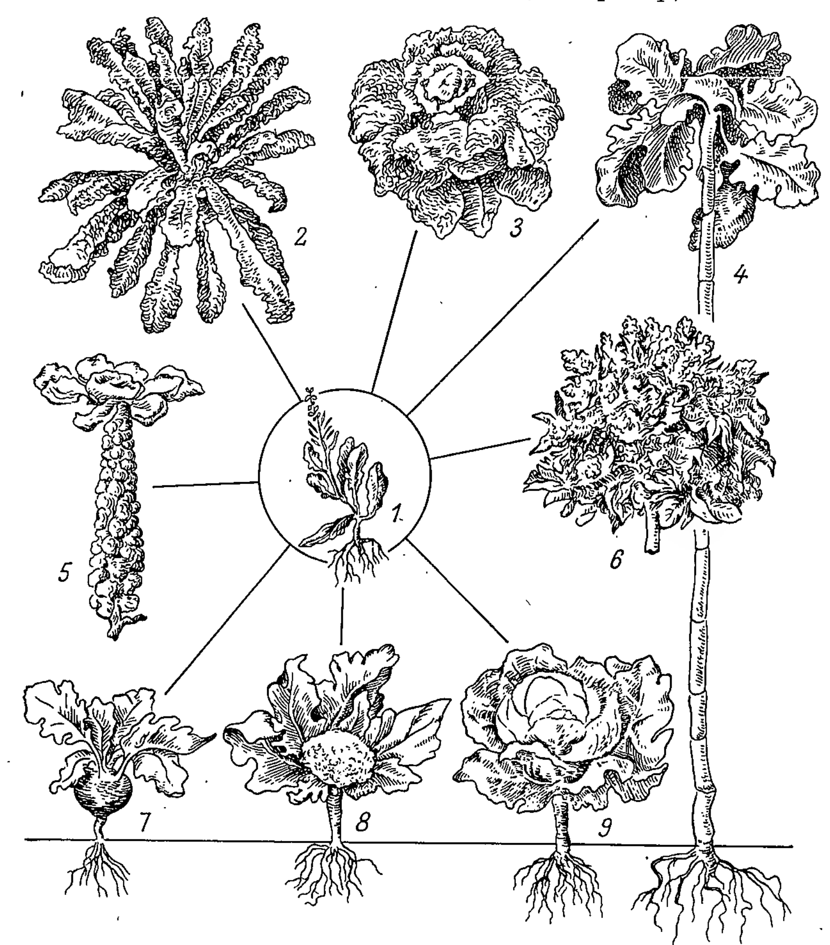


Рис. 6. Сорта капусты.

1 — дикая однолетняя; 2 — лиственная; 3 — савойская; 4 — кормовая; 5 — брюссельская; 6 — брокколи; 7 — кольраби; 8 — цветная; 9 — кочанная.

накопление подкожного жира, что животное едва передвигается и, конечно, в естественной природе, без ухода со стороны человека, существовать не могло бы. Это касается большинства хорошо выраженных пород домашних животных. Они могут существовать исключительно под защитой человека.

Эффективность искусственного отбора предполагает, конечно, наличие индивидуальных особенностей в ценимых человеком свойствах. Действительно, Дарвин показал, что признаки, характерные для определенной породы, как раз и отличаются особенной изменчивостью. Правда, причины и природа индивидуальной изменчивости бывают различными, и значение различных форм изменчивости для выведения пород домашних

животных может быть также различным. Дарвин подверг поэтому глубокому анализу явления индивидуальной изменчивости, в значительной мере предвосхитив современные исследования. В некоторых отношениях эти исследования оказались и до сих пор еще непревзойденными. Дарвин считал, что источником изменений должны быть влияния измененных условий существования. При этом «влияния на потомство могут быть или определенными или неопределенными». Отсюда два основных вида изменчивости: 1) определенные, или массовые, вариации, «когда все или почти все потомство особей, подвергавшихся известным условиям, изменяется одинаковым образом»; 2) неопределенные, или индивидуальные, вариации.

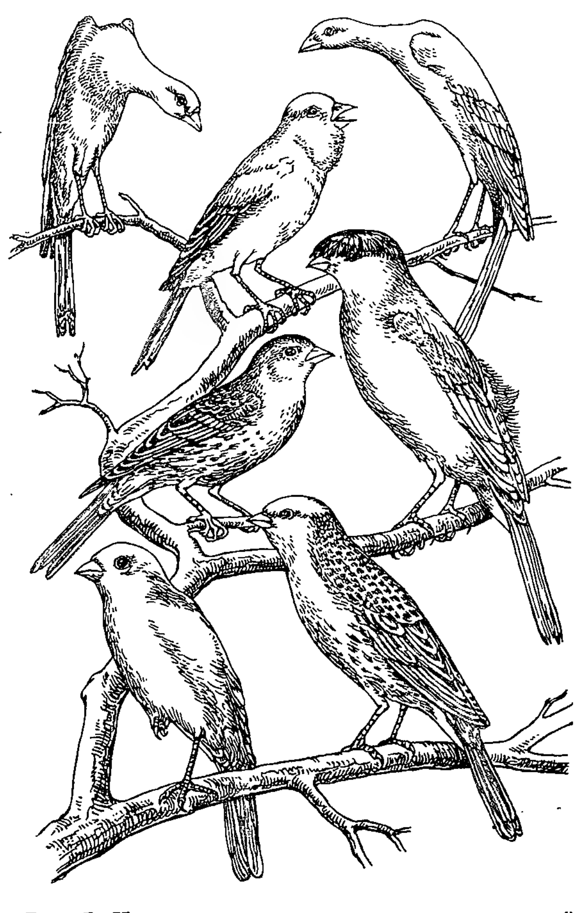


Рис 7 Изменчивость признаков пород домашней канарейки. (Из Роменса).

Посередине слева — дикая исходная форма, ввезенная в Европу в XVI в.

Наблюдения Дарвина показали, что «неопределенная изменчивость является гораздо более обычным результатом измененных условий, чем изменчивость определенная, и, вероятно, играла более важную роль в образовании наших домашних пород. Мы видим неопределенную изменчивость в тех бесконечно разнообразных незначительных особенностях, которыми отличаются особи того же вида и которые невозможно объяснить унаследованием их от одного из родителей или от более отдаленных предков. Нередко даже резко выраженные отличия проявляются у молоди одного помета и у семян из одной и той же коробочки. На протяжении длинных промежутков времени среди миллионов особей, выращенных в одной и той же стране, почти на одинаковой пище, появляются уклонения в организации, настолько резко выраженные, что они заслуживают названия уродств, но нет возможности провести какую-нибудь определенную черту отличия между уродствами и менее значительными изменениями. Все подобные изменения организации, крайне незначительные или более резко выраженные, проявляющиеся у многих особей, живущих вместе, могут рассматриваться как неопределенные воздействия условий существования на каждый индивидуальный организм, подобно тому как простуда действует неопределенным образом на различных людей соответственно сложению их тела или конституции, вызывая то кашли и насморки, то ревматизм или воспаление различных органов» (Дарвин).

Следовательно, в данном случае специфика реакции определяется в основном индивидуальными особенностями данной особи: «Природа

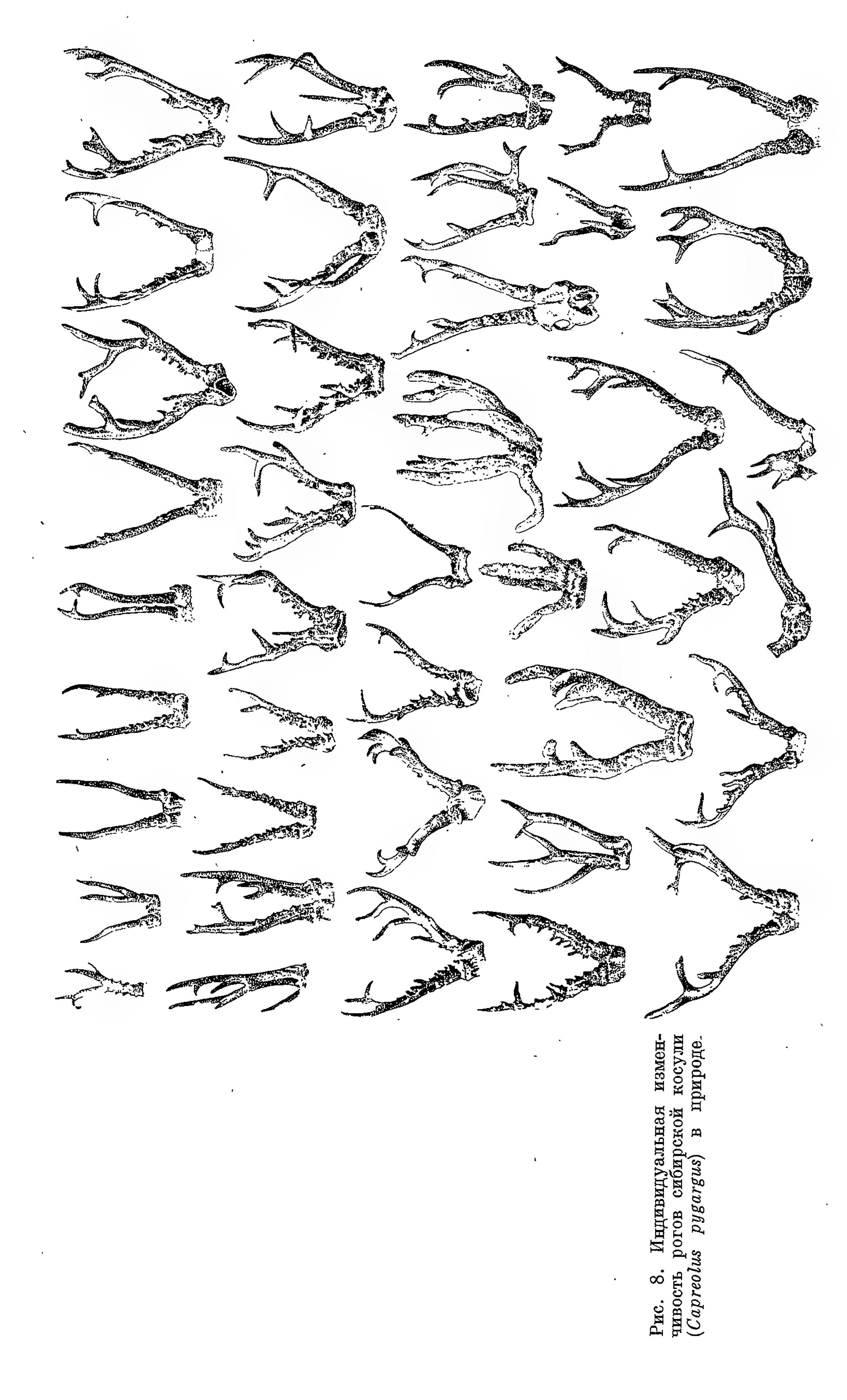


Рис. 8. Индивидуальная изменчивость рогов сибирской косули (*Capreolus pygargus*) в природе.

условий имеет в определении каждого данного изменения подчиненное значение по сравнению с природой самого организма».

Именно эти неопределенные вариации оказываются наследственными, а само собой разумеется, что «изменение не наследственное для нас не существенно». Дарвин пришел к выводу, что при образовании пород домашних животных и сортов культурных растений «известная доля, но мы не знаем какая, может быть приписана определенному воздействию жизненных условий. Известное, возможно и значительное, влияние может быть приписано упражнению и неупражнению органов. Конечный результат, таким образом, оказывается крайне сложным». «Но самой важной силой из всех причин, вызывающих изменение, было, по-видимому, накопляющее действие отбора, применявшегося методически и быстро или бессознательно и медленно, но зато с более действительными результатами» (Дарвин).

Таким образом, Дарвин показал, что породы домашних животных и сорта культивируемых растений были выведены человеком путем более или менее систематического отбора. Материалом для этого отбора послужила в основном неопределенная наследственная изменчивость организмов.

Изменчивость в природных условиях и теория естественного отбора

Дарвин пришел к выводу, что породы домашних животных и сорта культивируемых растений представляют результат накопляющего действия отбора индивидуальных уклонений в признаках, интересующих человека. В связи с этим он высказывает предположение, что, быть может, сходным путем происходило образование видов и разновидностей в природных условиях. В этом случае требовалось установить наличие неопределенной индивидуальной изменчивости и у диких видов животных и растений. Кроме того, гипотеза требовала приведения доказательств существования какого-то направляющего фактора, действующего аналогично отбору, практикуемому человеком.

Индивидуальная изменчивость домашних животных хорошо известна каждому хозяину. Однако дикие животные одного вида на первый взгляд кажутся весьма однородными и постоянными в своих признаках. Внимательное изучение показало все же широкую изменчивость у представителей дикой фауны и флоры. Факты этого рода были хорошо известны еще Дарвину, и он подчеркивает, что эти изменения захватывают различнейшие признаки организации, в том числе и самые существенные. Одна из первых сводок по изменчивости животных была сделана его сподвижником Уоллесом, который отмечает значительную независимость в вариациях различных частей организма. Такие изменения имеют в значительной мере «неопределенный» характер (рис. 8). Они могут быть полезны для организма, но чаще безразличны или даже вредны. В некоторых случаях отдельные особи одного вида обладают более постоянными отличиями от других особей, и тогда обнаруживаются явления внутривидового полиморфизма. В других случаях индивидуальные вариации бывают весьма значительными, и близкие виды настолько сближаются в отдельных особях, что становятся трудно разграничимыми (рис. 9, 10). В еще большей мере это касается разновидностей, которые при наличии индивидуальных изменений оказываются связанными непрерывным рядом переходных форм. При этом теряется критерий для распознания видов и разновидностей. Ненадежность морфологического критерия была ясна уже Бюффону и Ламарку, которые на этом основании приходили к отрицанию реальности вида. Недостаточность морфологических методов заставила

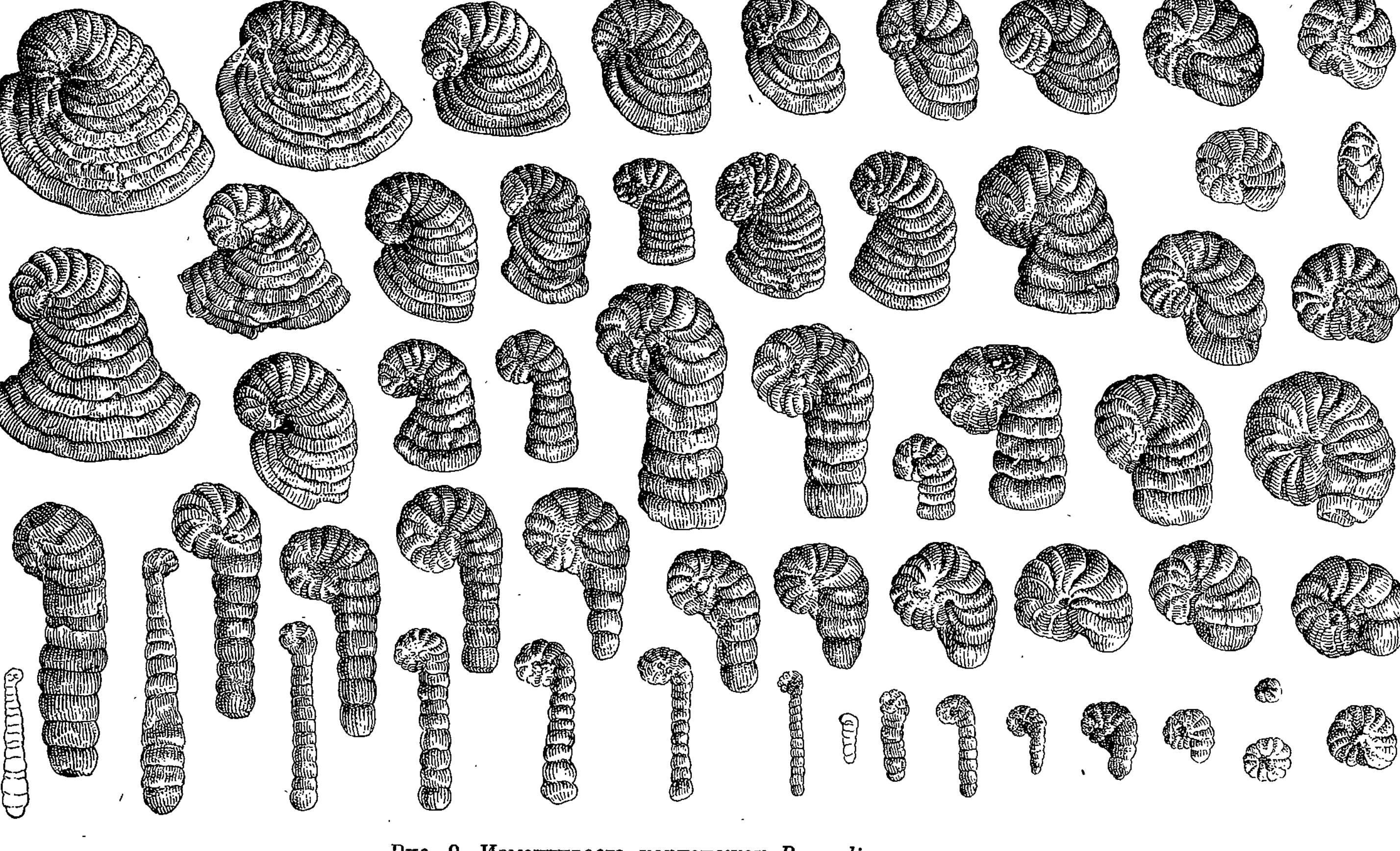


Рис. 9. Изменчивость корненожек *Penerolis* в природе.

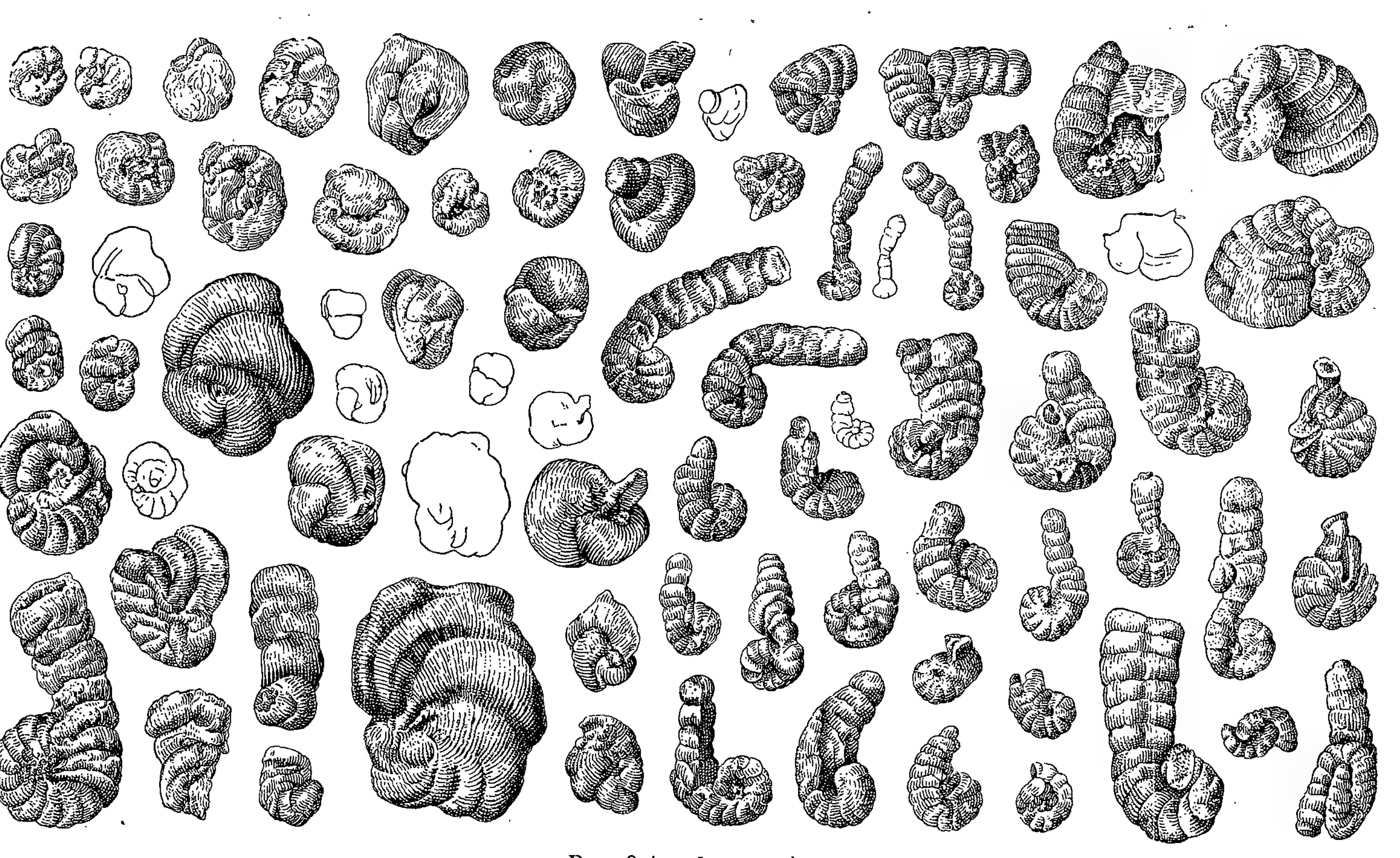


Рис. 9 (*продолжение*).

прибавить к ним физиологический критерий вида. Бюффон и Кювье пытались доказать, что разновидности отличаются от видов своей неограниченной плодовитостью при скрещивании. Различные виды между собой не скрещиваются, а если скрещиваются, то не дают плодовитого потомства. Дарвин показал, однако, что и этот критерий не имеет безусловного значения.

При отсутствии твердых, безусловных критериев приходится считаться с наличием многочисленных сомнительных видов. Дарвин рассматривает

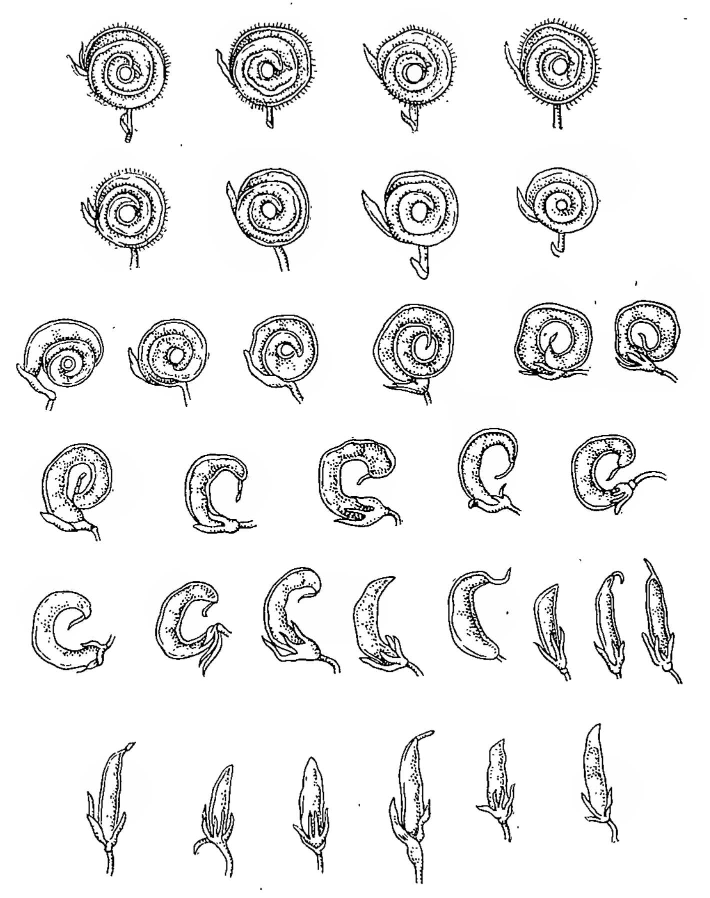


Рис 10. Постепенные переходы между двумя видами дикой люцерны.

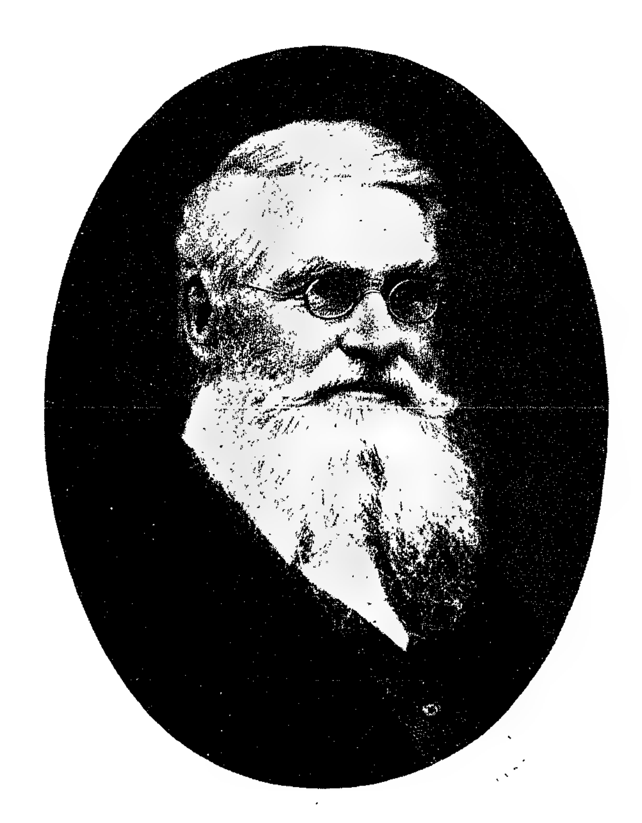
Верхние ряды — стручки горной *Medicago glutinosa*; *нижние ряды* — стручки степной *M. falcata*.
Эколого-географическое разделение крайних форм еще не привело (через вытеснение промежуточных) к полному обособлению указанных видов.

их как зарождающиеся виды. Этим самым он показал путь к разрешению проблемы, давно уже смущавшей биологов-систематиков.

Чрезвычайно важно то обстоятельство, что в природе имеются все переходы от индивидуальной изменчивости к групповой. Индивидуальная изменчивость сглаживает определенность границ между разновидностями и видами (рис. 10). С точки зрения Дарвина, это становится понятным, если принять, что индивидуальные различия являются основой, на которой путем их накопления строятся различия между разновидностями, а затем и видами.



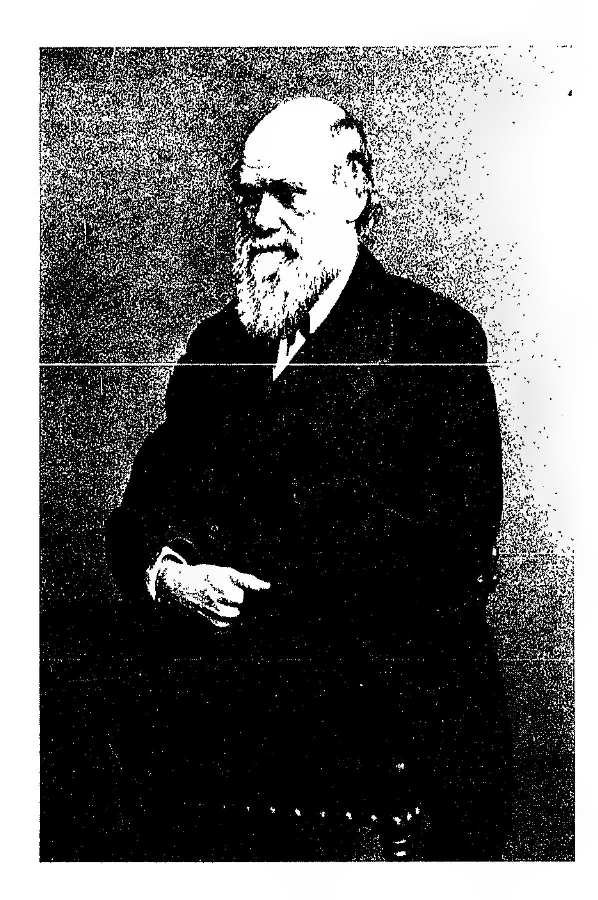
Ч. Лайель (1797—1875).



А. Уоллес (1823—1913).



Ч. Дарвин
(1809—1882).



Ч. Дарвин в последний
период жизни.

«Не подлежит сомнению, что до настоящего времени не удалось провести ясной пограничной черты между видами и подвидами, т. е. формами, которые, по мнению некоторых натуралистов, приближаются к видам, но не вполне достигают этой степени, или между подвидами и резкими разновидностями и индивидуальными различиями. Эти различия примыкают одни к другим, нечувствительно сливаясь в один непрерывный ряд, а всякий ряд производит на наш ум впечатление действительного перехода.

«На основании этого я считаю индивидуальные различия, хотя они мало интересны для систематика, крайне важными для нас, так как они представляют собой первые шаги к образованию разновидностей, настолько незначительных, что о них, как обыкновенно полагают, не стоит даже упоминать в естественноисторических сочинениях. Разновидности, которые в некоторой степени более различаются между собой и в некоторой степени постоянны, я рассматриваю как ступени к более резко выраженным и постоянным разновидностям, а эти последние — как ступени к подвидам, а затем к видам... Ясно выраженная разновидность может быть вследствие этого названа зарождающимся видом» (Дарвин).

В пользу такой гипотезы, объясняющей возникновение новых видов в природных условиях, говорит также ряд других фактов, установленных Дарвином. Широко расселенные, распространенные и обыкновенные виды наиболее изменчивы. Они дают многочисленные разновидности; «так как они подвергаются действию разнообразных физических условий и должны конкурировать с различными группами органических существ (а это обстоятельство . . . не менее, если не еще более важно)» (Дарвин).

Следовательно, виды, наиболее процветающие, наиболее изменчивы и находятся на пути к интенсивному образованию новых видов. Вместе с тем в больших родах и виды обычно богаты разновидностями, и межвидовые различия часто невелики. В благоприятных условиях существования малые роды разрастаются в большие при непрерывном процессе видообразования, и в то же самое время продолжается и дифференциация внутри самих видов. Разновидности превращаются затем в виды, а виды получают значение новых родов. Род при этом разрастается до уровня семейства.

Неопределенная индивидуальная изменчивость является, таким образом, основой, материалом для образования новых форм, разновидностей и видов. При этом происходит непрерывное н а к о п л е н и е изменений в определенных направлениях. Чем же достигается такое накопление? По аналогии с искусственным отбором, производимым человеком, Дарвин создает свою теорию естественного отбора, обусловленного борьбой за существование.

«Благодаря этой борьбе изменения, как бы они ни были незначительны и от какой бы причины ни зависели, если только они сколько-нибудь полезны для особей данного вида в их бесконечно сложных отношениях к другим органическим существам и физическим условиям жизни, будут способствовать сохранению этих особей и обычно унаследуются их потомством. Эти потомки будут в свою очередь иметь более шансов выжить, так как из многочисленных особей любого вида, периодически нарождающихся, остается в живых только незначительное число. Я назвал этот принцип, в силу которого каждое незначительное изменение, если только оно полезно, сохраняется, термином „естественный отбор“, для того чтобы указать этим на его отношение к отбору, применяемому человеком. Но выражение, часто употребляемое м-ром Гербертом Спенсером, — переживание наиболее приспособленного — более точно, а иногда и одинаково удобно» (Дарвин).

Борьба за существование есть непосредственное следствие увеличения числа особей при ограниченности жизненных средств. Однако не следует

забывать, что Дарвин употребляет это выражение в самом широком смысле (см. стр. 75).

Теория Дарвина представляет строго логическое построение, основанное на ряде твердо установленных предпосылок. Такими предпосылками являются: 1) стремление каждого вида к беспредельному размножению («геометрическая прогрессия размножения»), ограниченное недостатком жизненных средств и наличием многих внешних препятствий для этого размножения (наличие врагов, паразитов, болезней и неблагоприятных физических условий); 2) изменчивость, т. е. постоянное возникновение многочисленных индивидуальных уклонений, благодаря которым отдельные особи оказываются в различном положении по отношению к другим организмам и вообще к условиям внешней среды (органическим и неорганическим), причем немногие указанные уклонения могут иметь характер полезных изменений и могут обусловить переживание данных особей; 3) наследственность некоторых таких изменений.

Логическим выводом из этих положений является борьба за существование (1), при которой немногие выживающие особи (в среднем из потомства каждой пары достигают зрелости и оставляют потомство лишь две особи в каждом поколении) оказываются отличными от уничтоженных и притом хоть немного более приспособленными (2). В силу наследственности эти особенности передаются потомству (3), накопляются и суммируются в этом потомстве, приводя путем естественного отбора к образованию новых разновидностей и видов, более приспособленных к данным условиям внешней среды. Факт существования избирательного уничтожения многочисленных особей, конечно, ничуть не умаляется в своем значении тем обстоятельством, «что все существа в значительной мере подвергаются и чисто случайному истреблению, не имеющему никакого отношения к естественному отбору». Значение имеет лишь то, что в среднем будут переживать более приспособленные особи.

Заяц очень хорошо защищен в сухой листве цветом своей шерсти, в которой имеются коричневые, желтые, белые и черные пигменты. Однако на снегу темная шерсть резко выделяется, и в странах с длительным снежным покровом преимущество могут получить особи, у которых зимой имеется несколько бо́льшая примесь белого цвета. В ряду поколений зимний отбор наиболее светлых особей привел к возникновению зайца-беляка. Таким образом, естественный отбор приводит не только к образованию новых форм, но вместе с тем и к развитию приспособлений. История развития органических форм и есть, по Дарвину, история развития приспособлений организма к окружающей его среде.

В борьбе за существование переживают не просто уклоняющиеся особи, а именно более стойкие, более приспособленные к данным условиям. Поэтому теория естественного отбора Дарвина является не только теорией видообразования. Она является всеобъемлющей теорией эволюции, так как объясняет нам и почти непрерывный процесс усовершенствования организации, и факты поразительного приспособления животных и растений к условиям их существования, в том числе к другим организмам, и исключительное многообразие органических форм. Со всем этим мы познакомимся ближе в дальнейшем.

Расхождение признаков

Особое значение имеет дарвиновский принцип расхождения признаков. Он очень удачно дополняет теорию естественного отбора, объясняя процесс образования систематических группировок и возникновение перерывов между этими группировками через вымирание промежуточных форм.

Далеко не всегда одно лишь определенное свойство может дать организму преимущества в борьбе за существование. Здесь имеют значение и разные способы добывания жизненных средств, качество добываемой пищи и ее использование, разные средства, при помощи которых организм защищается от одних и тех же вредных влияний, разные способы размножения и др.

Логика заставляет нас думать, что в борьбе с хищниками выживают более быстрые, сильные, вооруженные (обладающие средствами активной защиты) либо лучше укрывающиеся, защищенные своими инстинктами и средствами пассивной защиты — броней, колючками, иглами, защитной окраской, ядовитостью, отвратительным вкусом или запахом и т. п. Наоборот, пищу могут успешнее добывать те из хищников, которые быстрее преследуют добычу, и те особи, которые лучше подстерегают и подкрадываются, которые менее заметны и обладают более развитыми органами чувств (зрения, обоняния, слуха). Одни особи могут выжить потому, что они ловят и самых быстрых животных, другие — потому, что они одолевают и самых сильных.

Это-то и лежит в основе одного из важнейших принципов теории Дарвина — принципа расхождения признаков. Насекомые небольших островов при всяком ветре легко уносятся в море и гибнут в волнах. Наибольшие шансы выжить, т. е. не быть унесенными в море, имеют, с одной стороны, наилучшие летуны, способные противостоять действию ветра, а с другой — вовсе не летающие особи. Этим определяется расхождение признаков в потомстве, приводящее к образованию крайних форм. Большинство насекомых небольших океанических островов действительно бескрылы (рис. 68), однако немногие летающие насекомые имеют весьма сильные крылья. У глубоководных рыб обычные органы зрения оказываются бесполезными, и они нередко атрофируются. С другой стороны, однако, преимущество могут получить рыбы с очень развитыми органами зрения (в особенности при наличии органов свечения). Североамериканские волки дифференцировались на две различные формы: «. . . по свидетельству Пирса, в Катскильских горах в Соединенных Штатах встречаются две разновидности волка: одна, имеющая стати борзой собаки и преследующая оленей, и другая, более грузная, на более коротких ногах, чаще нападающая на стада овец» (Дарвин).

Среди хищных млекопитающих выделились две прогрессивные группы. Одни хищники настигают свою жертву прыжками из засады, вонзаются когтями и перегрызают шейные сосуды. Это — кошки, обладающие короткими ногами, втяжными когтями и короткой пастью. Другие хищники настигают свою добычу, хватают ее и рвут на бегу. Это — волки, обладающие длинными ногами, сильной шеей и большой пастью.

Стремление к расхождению признаков определяется, по Дарвину, возможностью занять наиболее разнообразные места в экономии природы. Борьба (конкуренция) между наиболее близкими формами (особями одного вида, одной разновидности) наиболее остра, так как они обладают наиболее сходными потребностями. «Но борьба почти неизменно будет наиболее ожесточенной между представителями того же вида, так как они обитают в той же местности, нуждаются в той же пище и подвергаются тем же опасностям» (Дарвин). Особи уклоняющиеся, т. е. расходящиеся по своим потребностям, выходят из этой борьбы и попадают в более благоприятные условия существования. Борьба между специализирующимися крайними формами ослабляется. В то же время исходная форма оказывается в наихудших условиях, так как, не специализируясь в каком-либо направлении, она вынуждена бороться со всеми лучше вооруженными конкурентами (т. е. с крайними формами). Промежуточные формы вымирают как менее

приспособленные, а переживают и увеличиваются в числе лишь наиболее резко отличающиеся друг от друга и специализирующиеся крайние уклонения. После отмирания центральной, т. е. исходной, формы внутри вида крайние формы, т. е. разновидности, превращаются в виды. Специализация и расхождение на этом, однако, вовсе не прекращаются. Эти процессы могут углубляться все более, приводя к дальнейшему накоплению различий, что выражается в превращении этих видов в роды, семейства и т. д. Прогрессивная эволюция новых форм сопровождается, конечно, и дальнейшей дифференциацией этих видов, родов и т. д. «Чем разнообразнее строение, общий склад и привычки потомков какого-нибудь вида, тем легче они будут в состоянии завладеть более многочисленными и более разнообразными местами в экономии природы, а следовательно, тем легче они будут увеличиваться в числе» (Дарвин). В результате «наибольшая сумма жизни осуществляется при наибольшем разнообразии строения».

Таким образом, теория естественного отбора совместно с принципом расхождения признаков объясняет нам существование иерархической субординации систематических категорий, существование необычайного многообразия органических форм и прерывистый характер этого многообразия. Этот же принцип объясняет нам одновременное существование огромного разнообразия организмов в одной и той же местности, все ресурсы которой оказываются при этом почти максимально использованными.

3. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА СУЩЕСТВОВАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

> Почему виды, которые, как предполагают, были созданы на Галапагосском архипелаге и нигде более, несут такой несомненный отпечаток сродства с видами, созданными в Америке? Ни в условиях жизни, ни в геологическом строении островов, ни в их высоте и климате, ни в пропорциональных соотношениях между различными совместно живущими классами нет ничего близко похожего на условия южноамериканского побережья; на самом деле есть даже большое различие во всех этих отношениях. С другой стороны, по вулканическому характеру почвы, по климату, высоте и размерам существует большое сходство между Галапагосским архипелагом и островами Зеленого Мыса; но какое полное и абсолютное различие между их обитателями! Обитатели островов Зеленого Мыса относятся к обитателям Африки, как обитатели Галапагосских островов к обитателям Америки. Подобные факты не поддаются объяснению с обычной точки зрения, допускающей независимое сотворение, тогда как, по принятому здесь воззрению, очевидно, что Галапагосские острова, по всей вероятности, получили своих колонистов из Америки, благодаря ли действующим иногда способам переноса или благодаря существовавшей некогда непрерывност суши (хотя я не верю в это учение), а острова Зеленого Мыса — из Африки; хотя такие колонисты и могли испытать изменения, но принцип наследственности указывает на место их первоначального возникновения.
>
> Ч. Дарвин.

В учении Дарвина мы имеем целостную теорию, глубоко обоснованную огромным фактическим материалом. Доказательства существования эволюции у Дарвина сливаются в одно целое с доказательствами правильности его теории эволюции, т. е. теории естественного отбора. Это соединение совершенно правомочно, если эта теория является единственно возможной. Поэтому здесь можно было бы принять ту же систему изложения. Однако мы должны учесть и позднейшую историю учения Дарвина, и тот факт, что теория естественного отбора и до настоящего времени не является общепризнанной, непрерывно извращается и является предметом нередко острой дискуссии. Это заставляет нас рассмотреть отдельно все элементы дарвиновской теории и сконцентрировать свое внимание на разборе тех положений, которые выдвигались критикой.

Ввиду сказанного мы остановимся сначала на доказательствах существования эволюции, поскольку они особых споров в настоящее время не вызывают. Лишь после этого, имея в своих руках ряд бесспорных положе-

ний, перейдем к более детальному рассмотрению теории Дарвина и всех ее элементов. Это облегчит нам критический разбор основных возражений антидарвинистов.

Единство мира организмов основано на общности их происхождения

В основе всего мира живых существ лежат сходные химические вещества, относящиеся к группе белковых тел. Среди последних особое значение имеют наиболее сложные соединения — нуклеопротеиды, входящие в состав клеточного ядра растений и животных как его важнейшая субстанция, образующая так называемый хроматин морфологов. Нуклеопротеиды представляют соединения белковых тел с нуклеиновыми кислотами. Сложное строение последних, и в особенности молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), объясняет многие ее свойства. Молекула ДНК имеет вид длинной парной цепочки определенно чередующихся нуклеотидов, слабые поперечные связи которых обеспечивают возможность саморепродукции через расщепление и восстановление целости этой молекулы. Вместе с тем определенность чередования отдельных компонентов вдоль молекулы обеспечивает глубокую ее индивидуальность. Молекула ДНК определяет в связи с другими субстанциями клетки специфику процессов синтеза белковых тел и характерного комплекса ферментов, регулирующих весь обмен веществ. Энергия, необходимая для процессов синтеза и воспроизведения, черпается из химических реакций расщепления или окисления веществ окружающей среды и в конечном счете получается путем использования солнечной энергии растениями.

Нуклеопротеиды определяют, таким образом, специфику жизненных процессов у всех без исключения живых существ. В довольно чистом виде они представлены вирусами и являются основой их роста и жизнедеятельности (но только в белковой среде определенного другого организма). Они имеются у бактерий либо в рассеянном виде, либо в более или менее оформленном ядре. Таким образом, белки, нуклеопротеиды и в особенности важнейший компонент последних — дезоксирибонуклеиновая кислота — являются неотъемлемой составной частью всех живых существ. Они лежат в основе самой жизни (даже вирусов!) и тем самым показывают единство химического состава и основных проявлений жизнедеятельности — обмена веществ, связанного с саморепродукцией, ростом и размножением всех организмов: вся жизнь покоится на одной общей основе.

Все типичные растения и все животные имеют дифференцированное тело. Протисты обладают одним или несколькими ядрами в цельном протоплазматическом теле. Огромное большинство растений и животных, начиная с водорослей, губок и кишечнополостных, имеет сложное, многоклеточное тело из множества элементарных единиц — клеток, состоящих из протоплазматической массы с включенным в нее ядром. Клеточное строение объединяет и растения, и животных. Это сходство не является поверхностным. И у растений, и у животных хроматин ядра концентрируется в хромосомах, число которых определенно и характерно для каждого вида. И у растений, и у животных клетки обладают ограниченным ростом и по достижении предельных размеров делятся. Процесс этот начинается с деления клеточного ядра. Во время деления в клетке выявляется сложный двигательный механизм в виде ахроматинового веретена, хромосомы занимают определенное положение звезды по экватору веретена, расщепляются и расходятся к полюсам, давая начало дочерним ядрам (рис. 11). После такого митотического деления ядра и сама клетка делится на две. Механизм клеточного деления оказывается глубоко сход-

ным у растений и у животных. В высшей степени сходным оказывается по своей сущности и половой процесс у растений и у животных; в особенности у низших растений — у водорослей, а также у мхов и папоротников — дифференцировка половых продуктов и оплодотворение очень сильно напоминают соответствующие процессы у животных.

Различия между растениями и животными достигают наибольшей степени у высших их представителей. Однако еще Дарвин показал, что такие характерные для животных жизненные проявления, как питание другими организмами с использованием готовых белковых соединений или способность к движению, встречаются и у высших растений (насекомо-

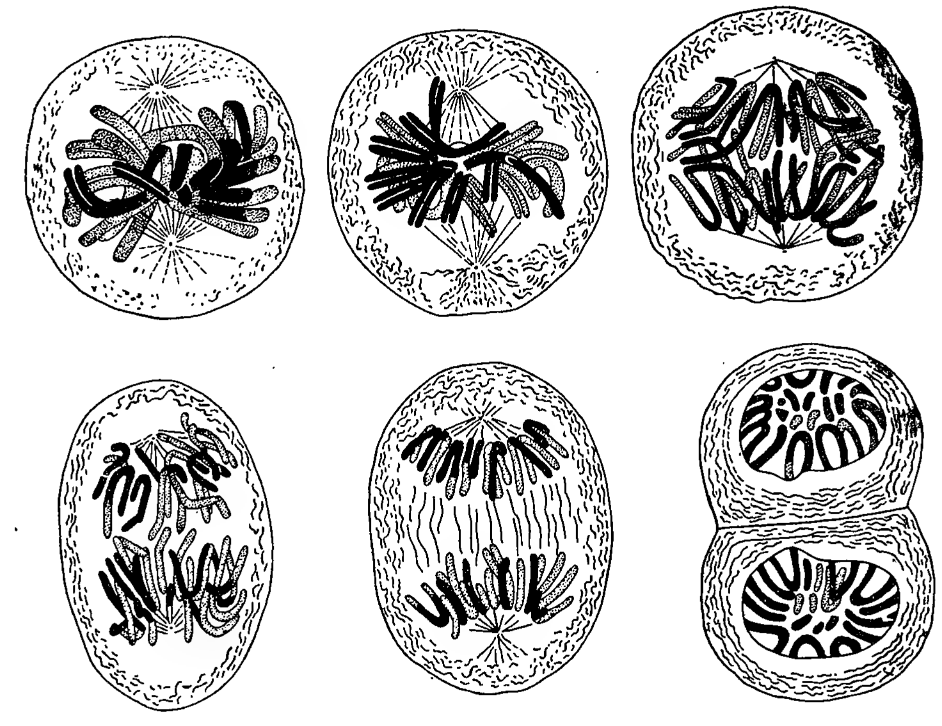


Рис. 11. Схема митотического деления клетки животного

Процесс деления растительной клетки протекает вполне сходно (нет лишь обособленных центросом).

ядные растения, вьющиеся и лазающие растения). Единство мира живых существ ясно проявляется в их химическом составе, в тончайшем строении и в основных жизненных процессах.

Еще яснее, конечно, проявляется единство строения и функций в пределах каждого из обоих крупных царств живой природы — среди растений и среди животных. В пределах этих царств наиболее глубоким сходством оказываются связанными представители одного класса растений или одного типа животных.

Объективная оценка этого сходства должна была привести и привела креациониста Ж. Кювье к учению о типах животного царства. Основатель современной эмбриологии К. Бэр еще глубже обосновал это учение фактами необычайного сходства ранних стадий развития зародышей животных, относящихся к одному типу (правило зародышевого сходства; см. гл. VII, 3).

Дальнейшее развитие сравнительной эмбриологии трудами главным образом А. О. Ковалевского показало, однако, большое сходство наиболее

ранних стадий развития вообще у всех многоклеточных животных. Единство мира животных подчеркивается общностью ранних стадий дробления, стадий бластулы и гаструлы (рис. 12). Э. Геккель и И. И. Мечников использовали эти факты для построения общеизвестных теорий, согласно

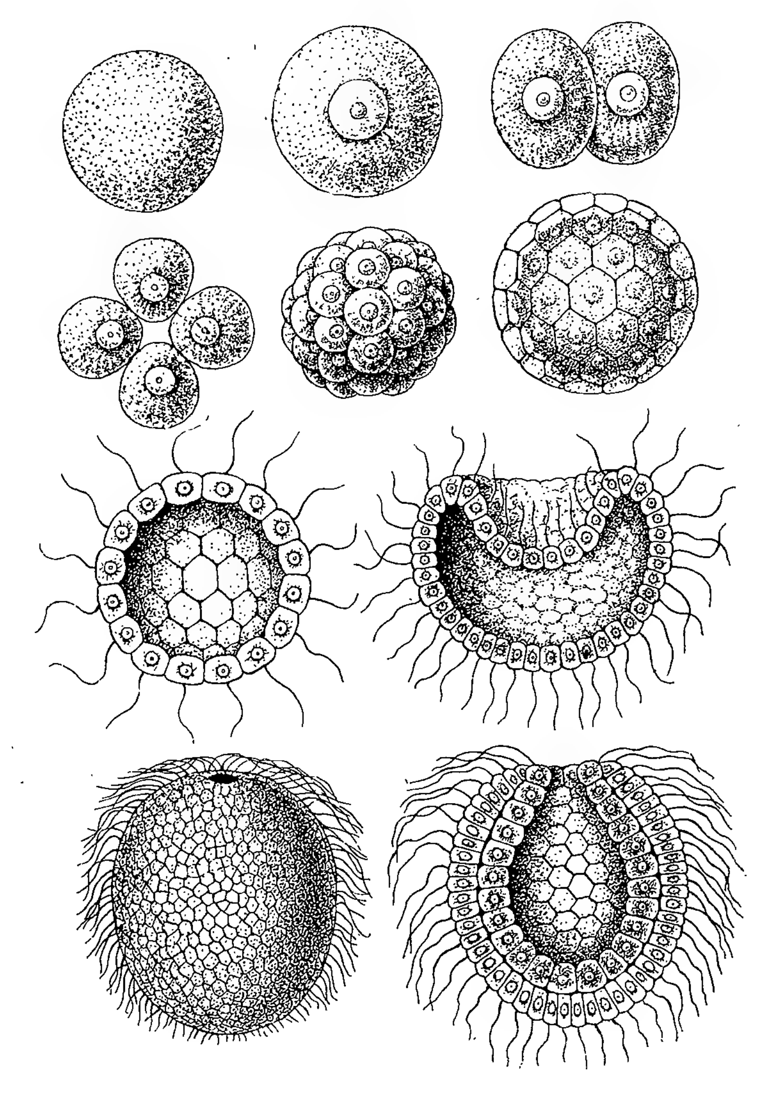


Рис. 12. Ранние стадии индивидуального развития многоклеточного животного (кораллового полипа *Monoxenia darwini*). (По Геккелю).

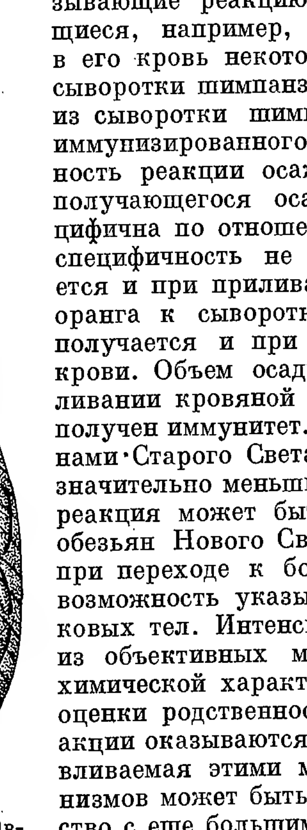
Стадии дробления, морулы, однослойного пузырька (бластулы) и двуслойного бокала (гаструлы) повторяются в той или иной форме у всех многоклеточных животных, указывая на общность их происхождения.

которым все многоклеточные животные произошли от общих предковых форм, построенных подобно современным кишечнополостным и губкам из двух клеточных слоев.

В самом деле, трудно объяснить это сходство иначе, как общностью происхождения всех многоклеточных животных.

Сходство близких организмов выражается не только в их строении и функциях, а имеет гораздо более глубокое значение истинного родства, что видно в особенности хорошо по некоторым реакциям крови. Уже давно

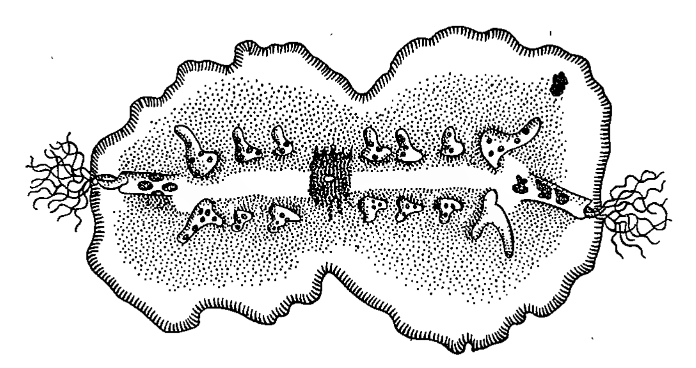
был установлен вред переливания крови от одного животного другому, которое нередко приводило к смерти при введении заметного количества чуждой крови. При введении в кровь незначительного количества крови или чуждых белков в крови животного образуются защитные вещества различного рода (гемолизины, растворяющие чуждые кровяные тельца, агглютинины, склеивающие их, и преципитины, осаждающие чуждые белковые тела). Для нас здесь особенно интересны преципитины, вызывающие реакцию осаждения. Преципитины, образующиеся, например, в сыворотке кролика при введении в его кровь некоторого количества крови или кровяной сыворотки шимпанзе, обладают свойством осаждать белки из сыворотки шимпанзе при прибавлении к сыворотке иммунизированного таким образом кролика. Интенсивность реакции осаждения может быть измерена объемом получающегося осадка. Оказывается, эта реакция специфична по отношению к белкам шимпанзе. Однако эта специфичность не строго ограничена. Реакция получается и при приливании кровяной сыворотки гориллы или оранга к сыворотке иммунизированного кролика. Она получается и при приливании сыворотки человеческой крови. Объем осадка при этом меньший, чем при приливании кровяной сыворотки шимпанзе, против которой получен иммунитет. Реакция удается и с мелкими обезьянами Старого Света, однако объем осадка оказывается значительно меньшим. Наконец, совершенно ничтожная реакция может быть получена и с кровяной сывороткой обезьян Нового Света. Одним словом, реакция ослабевает при переходе к более отдаленным организмам. Сама ее возможность указывает на биохимическую близость белковых тел. Интенсивность реакции осаждения дает одно из объективных мерил самой интимной близости биохимической характеристики организмов. Как метод для оценки родственности организмов подобные белковые реакции оказываются применимыми и к растениям. Устанавливаемая этими методами биохимическая близость организмов может быть рассматриваема как реальное их родство с еще большим основанием, чем иные виды сходства. Для животных это в буквальном смысле «кровное» родство организмов.


Рис. 13. Эвглена (*Euglena viridis*).

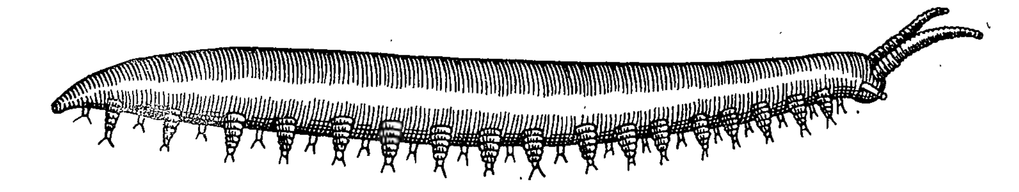
Представитель биченосцев, соединяющих в себе признаки растений и животных.

Промежуточные формы. Единство органического мира подчеркивается также существованием организмов, занимающих промежуточное положение между крупными их систематическими подразделениями. В мире протистов мы знакомимся с многочисленными формами организмов, занимающих промежуточное положение между растениями и животными. В особенности некоторые представители биченосцев могут быть с равным основанием отнесены и к водорослям, и к простейшим животным. Нередко у них имеются хлоропласты и способность использовать углекислоту воздуха, подобно растениям, и одновременно они обладают органами движения — жгутиками, органами чувств — глазными пятнышками и даже ротовым отверстием и способностью, подобно животным, захватывать внутрь плотный органический питательный материал. Таковы различные Volvocales, представители *Chlamydomonas*, *Euglena* (рис. 13) и др.

И между типами животного царства нет той пропасти, которую постулировал Кювье — основатель учения о типах. Известен ряд организмов, занимающих довольно неопределенное положение в системе, совмещающих в себе характерные черты различных типов. Так, например, ползающие ктенофоры *Ctenoplana kowalevskii*, *Coeloplana metschnikowi* (рис. 14) и сидячая *Tjafiella tristoma* обнаруживают ряд признаков, сближающих их с плоскими ресничными червями (Turbellaria): ветвящиеся гастральные каналы, ресничный покров на брюшной поверхности (при этом рудиментарные весельные пластинки погружаются глубоко в кожу). Онихофоры, или первичнотрахейные (*Peripatus*; рис. 15), хотя и относятся к типу членистоногих, но обладают рядом признаков, сближающих их с кольчатыми червями. Гомономная сегментация хорошо выражена как в наружной кольчатости, так и в метамерном расположении примитивных пучков трахей, открывающихся метамерными же стигмами. Конечности *Peripatus* имеют вид коротких выростов, напоминающих еще параподии кольчецов. Наибольшее значение имеет, однако, то обстоятельство, что первичнотрахейные обладают типичными для аннелид метамерными выделительными канальцами — нефридиями. Промежуточное положение занимает и мечехвост *Limulus* (рис. 16 и 17) — членистоногое, весьма близкое по своему строению к паукообразным, но сохранившее еще некоторые черты трилобитов.


Рис. 14. Ползающий гребневик *Coeloplana metschnikowi*

Соединяет в себе наравне с признаками кишечнополостных животных и некоторые признаки плоских червей.


Рис. 15. Перипатус (*Peripatus laurocerasus*).

Первичнотрахейное животное, соединяющее в себе признаки высших червей (кольчецов) и членистоногих.

К очень примитивным промежуточным формам относится также *Neopilina* — представитель класса моноплакофор, глубоководный моллюск, обнаруженный недавно в восточной части Тихого океана. Ближайшие родичи *Neopilina* уже давно были известны в ископаемом состоянии из отложений нижнего палеозоя под названием Tryblidiacea. *Neopilina* — настоящий моллюск с колпачковидной раковиной, головой, ногой и с радулой в глотке, но в его организации еще ясно выражена метамерия, характерная для кольчатых червей — отдаленных предков моллюсков

(5 пар жабр, 6—7 пар почек, 10 пар дорсо-вентральных мускулов, 10 педальных нервных комиссур).

Очень интересны также кишечнодышащие, которых еще недавно относили к хордовым животным, а теперь рассматривают как представителей отдельного типа полухордовых. Наряду с рядом признаков, сближающих их с хордовыми, они обладают особенностями, общими с иглокожими. Червеобразная форма тела *Balanoglossus* (рис.18) и разделение его целомической полости на три последовательных отдела (соответствующих хоботку, воротничку и туловищу) сближают его также с некоторыми олигомерными червями. Однако личиночная форма — tornaria (рис. 19) — до такой степени сходна с личинками иглокожих, что в их родстве не может быть никаких сомнений. Сходство увеличивается еще аналогичной судьбой передней целомической полости, которая развивается у *Balanoglossus* как непарная полость хоботка, открывающаяся

Рис. 16. Мечехвост (*Limulus polyphemus*).

Своеобразный представитель членистоногих, занимающий вместе с ископаемыми ракоскорпионами промежуточное положение между трилобитами и паукообразными.

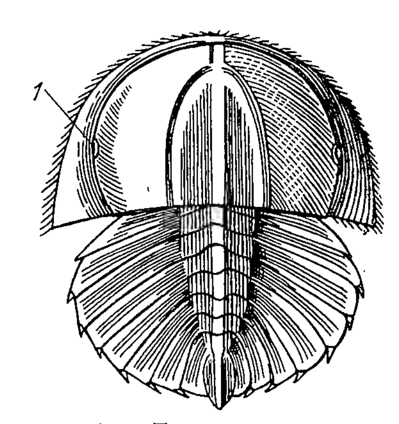


Рис. 17. Личинка мечехвоста

1 — глаз.
Напоминает по форме ископаемых трилобитов.

наружу порой, через которую она может наполняться водой. Хоботок при этом набухает и превращается в плотный орган, помогающий животному зарываться в песок. У иглокожих одна асимметрично развитая передняя полость дает начало амбулакральной системе, сообщающейся посредством поры каменистого канала с внешней средой. Амбулакральная система наполняется водой, благодаря перемещению которой могут набухать и выдвигаться своеобразные локомоторные органы — амбулакральные ножки. Наличие этой системы представляет одну из наиболее характерных, нигде более не встречающихся особенностей типа иглокожих. И только у кишечнодышащих передняя полость целома превращается в сходный, хотя и гораздо более простой «гидроцель»; поэтому кишечнодышащих иногда объединяют вместе с иглокожими в тип Ambulacralia. С другой стороны, их родство с хордовыми также не возбуждает никаких сомнений. Кишечнодышащих связывает с хордовыми прежде всего общность строения дыхательной системы. Так же как у хордовых, дыхательный аппарат у них представлен системой жаберных щелей,

сообщающих глоточную область с внешней средой. Через эти щели прогоняется непрерывный ток воды, входящий через ротовое отверстие. Строение дыхательного аппарата и даже его скелет в высшей степени сходны с устройством жаберного аппарата низших хордовых животных — оболочников и ланцетника. Сходны у них и приспособления к пассивному питанию: в брюшной части глотки кишечнодышащих имеется мерцательный покров, вызывающий ток слизи, направленный вперед, навстречу входящему току воды. К этой слизи пристают оседающие из воды планктонные организмы и частицы детрита и переносятся затем вдоль спинной стенки глотки назад в кишечник. Это устройство напоминает строение несколько более дифференцированного поджаберного желобка — эндостиля низших хордовых. У *Balanoglossus* имеется также слепой выступ спинной стенки кишечника, направленный вперед, в область хоботка, и сравниваемый с зачаточной хордой. Еще важнее, однако, то обстоятельство, что в очень примитивной нервной системе имеется один участок совершенно своеобразного строения. Именно вдоль спинной стенки воротничка нервный ствол имеет

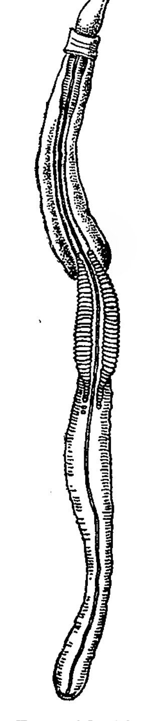


Рис. 18. Кишечнодышащее *Balanoglossus*.

Имеет ряд общих признаков с иглокожими и хордовыми.

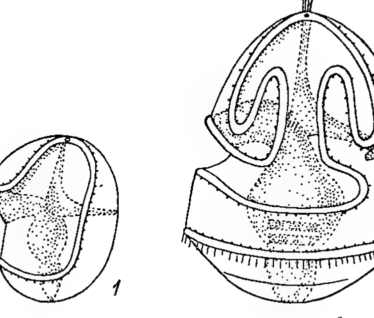


Рис. 19. Личиночные формы *Balanoglossus*.

1 — диплеурула, вполне подобная диплеуруле иглокожих; 2 — торнария, также устроенная по типу личинок иглокожих.

трубчатое строение. Это составляет (так же как и присутствие внутреннего жаберного аппарата) исключительную, нигде более не встречающуюся особенность строения всех хордовых животных.

Таким образом, кишечнодышащие, особенно их типичный представитель *Balanoglossus* и близкие к нему формы, занимают несомненно промежуточное положение между разными типами животного царства. *Balanoglossus* по своему строению и развитию является вполне реальной и несомненной связью между хордовыми и иглокожими. Существованием таких форм убедительно доказывается единство животного мира, и трудно объяснить это единство как-либо иначе, чем наличием настоящего родства между ними, т. е. общностью их происхождения.

В свое время Ламарк ввел в науку вполне затем укрепившееся понятие беспозвоночных животных, противопоставив всех низших животных высшим — позвоночным животным, обладающим высоко дифференцированным внутренним скелетом, опирающимся на продольную

членистую ось — позвоночник. И вот исследования А. О. Ковалевского показали, что типичные, казалось бы, беспозвоночные — сидячие, мешковидные асцидии (рис. 20), которых ранее нередко сближали с моллюсками, развиваются весьма сходно с низшими позвоночными. Из яиц асцидий выходит свободноплавающая личинка, построенная в основном по тому же плану, что и хордовые животные (рис. 21). Она обладает продольным осевым скелетом — упругой хордой подобно зародышам всех позвоночных. Со спинной стороны от хорды помещается трубчатая центральная нервная система, полость которой впереди расширена в желудочек головного мозга, снабженного глазком и статоцистом. С брюшной стороны в полости тела проходит кишечник, передний глоточный отдел которого прорезан рядом жаберных щелей, служащих дыхательным аппаратом. В брюшной стенке глотки имеется эндостиль — орган пассивного питания. По бокам от хорды у личинки имеется даже своеобразная боковая мускулатура. Такая личинка обнаруживает поразительное сходство с личинкой ланцетника, который в то время считался низшим позвоночным животным (рис. 22). Однако весьма велико и сходство с личинкой круглоротых, у которых, кроме того, развивается в качестве органа пассивного питания такой же эндостиль, как у ланцетника и у личинок асцидий. На основании этих исследований пришлось всю группу оболочников присоединить к позвоночным и дать им всем новое наименование типа хордовых животных.



Рис. 20. Взрослые асцидии *Phallusia mammiata* (слева) и *Ciona intestinalis* (справа).

Единство органического мира подчеркивается не только общностью основных принципов организации и индивидуального развития и существованием промежуточных форм, связывающих царство растений с царством животных, а также отдельные типы животного царства между собой. Еще яснее видна связь между классами как растительного, так и животного царства, между отрядами, а тем более между семействами и более мелкими систематическими подразделениями. Мы ограничимся лишь немногими примерами. Между классами рыб и амфибий настоящих переходных форм в современной фауне нет, однако все же имеются организмы, обладающие до известной степени промежуточным характером. Таковы двоякодышащие рыбы (рис. 23), обладающие легкими и употребляющие свои парные конечности в качестве органов опоры при ползании по дну водоемов и передвижении среди водорослей. У двоякодышащих кровеносная система весьма похожа на кровеносную систему амфибий (легочное кровообращение, частичная редукция жаберного кровообращения, наличие брюшной вены и редукция кардинальных). Наконец, у личинок двоякодышащих рыб имеются наружные жабры, напоминающие наружные жабры личинок амфибий. В ископаемой фауне известны, однако, формы, позволяющие установить еще более тесную связь между рыбами и амфибиями.

Палеонтологические данные (как будет показано в дальнейшем) позволяют также перебросить совершенно ясные мосты между амфибиями и рептилиями, между рептилиями и птицами, а также между рептилиями и млекопитающими. Среди последних и в современной фауне имеются

еще яйцекладущие формы с клоакой и с не вполне постоянной температурой тела — однопроходные (ехидна и утконос), обладающие, как низшие представители млекопитающих, лишь зачаточными млечными железами. Имеются промежуточные формы и между отрядами и подотрядами млекопитающих. Так, например, лазающее насекомоядное тупайя (*Tupaja*) столь сходно с приматами, что многими современными авторами рассматривается как низший представитель последних (рис. 24). Среди полуобезьян одна форма — долгопят (*Tarsius*) — занимает обособленное положение по некоторым весьма важным признакам высшей организации (например, наличие дисковидной плаценты), так что может рассматриваться и как низший представитель обезьян (его пытались даже сблизить с непосредственными предками человека). Все это показывает отсутствие жестких границ между подразделениями органического мира и подчеркивает единство его организации, что не вяжется с верой в самостоятельное возникновение каждого вида организмов, а является естественным результатом единства их происхождения.

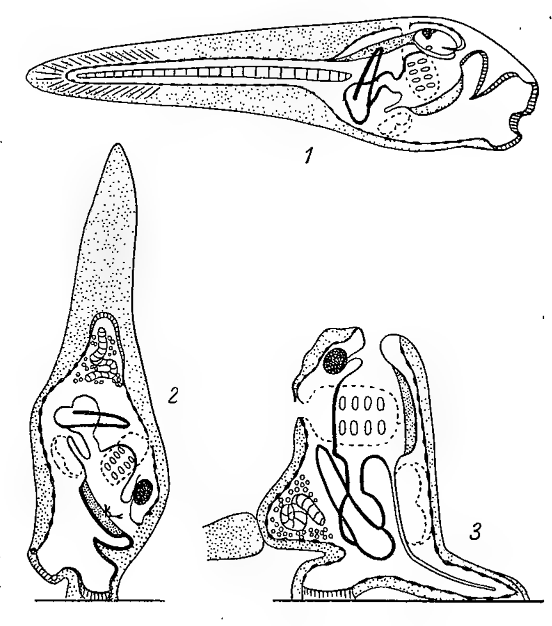


Рис. 21. Свободноплавающая личинка асцидии (*1*) и ее превращение (*2*) в сидячую асцидию (*3*).

Своеобразие таксономического распределения организмов. Если бы мы попытались графически изобразить на листе бумаги существующее многообразие организмов, условно выражая их организационную близость

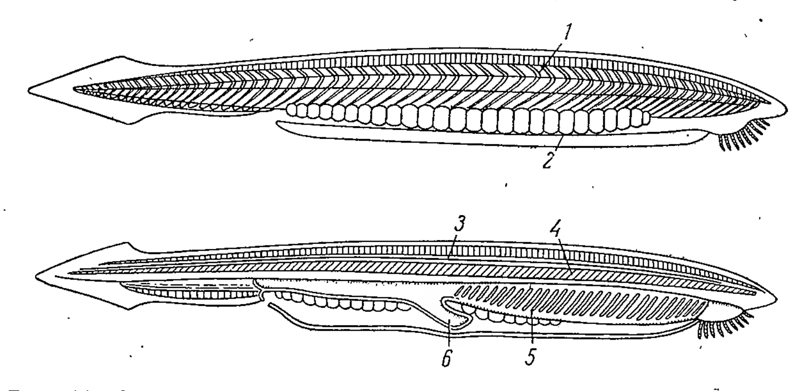


Рис. 22. Схема строения современного представителя низших хордовых животных — ланцетника (*Amphioxus lanceolatus*).

1 — миомеры; *2* — половые железы; *3* — нервная трубка; *4* — хорда; *5* — жаберные щели; *6* — печеночный вырост кишечной трубки.

близостью расположения точек, соответствующих отдельным видам, то мы были бы поражены своеобразием распределения этих точек (видов). Они расположились бы естественными группами, соответствующими родам орга-

низмов (рис. 25). Эти группы в свою очередь были бы собраны в пучки, соответствующие семействам. Последние группировались бы в естественные сгущения пучков (семейств), соответствующие отрядам, и т. д. Одним словом, мы имели бы ясное графическое выражение иерархической субординации систематических подразделений, при котором каждая высшая таксономическая единица (например, класс) составляется из группы ниже стоящих единиц (например, отрядов), сходных между собою больше, нежели с какой бы то ни было иной равноценной группой (отрядом) другой высшей единицы (класса).

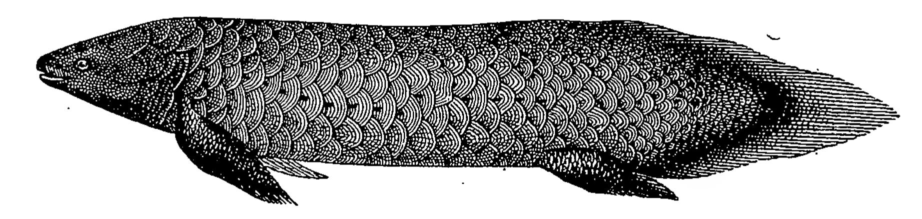


Рис. 23. Двоякодышащая рыба *Neoceratodus forsteri*.

Представитель группы, весьма распространенной в палеозойских отложениях. Соединяет в себе признаки организации типичных рыб и низших наземных позвоночных — амфибий.

Это своеобразное распределение организмов совершенно не вяжется с верой в независимое сотворение отдельных видов организмов. Наоборот, эти соотношения становятся совершенно понятными с точки зрения единства происхождения, т. е. кровного родства всех организмов, при котором все таксономические подразделения являются отражением основных этапов реального исторического расхождения признаков. Упомянем тут же, что

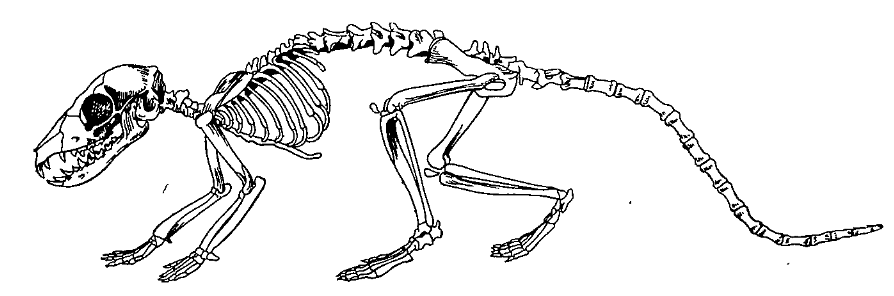


Рис. 24. Скелет лазающего насекомоядного *Tupaja*.

Тупайя по многим признакам организации может быть в равной мере отнесена и к низшим приматам

распределение организмов, отражающее родственные их связи, находит совершенно естественное объяснение именно с точки зрения дарвиновской теории, являясь одним из ее весьма солидных подтверждений.

Если представить себе родословное древо живых существ в горизонтальном разрезе, проведенном на уровне современной или какой-либо предшествующей геологической эпохи, то отдельные его ветви будут иметь вид точек, расположенных как раз таким образом, как это показано на нашем графике.

Значение систематических подразделений как показателей родства организмов. Распределение организмов по сходству их строения указывает на объективное существование иерархически соподчиненных естественных группировок. Между всеми систематическими единицами имеются действительно перерывы. Между высшими единицами эти перерывы более значительны, чем между ниже стоящими, т. е., как было сказано, между равноценными единицами (например, родами) внутри ближайшей высшей

единицы (семейства) сходство больше, чем между теми же единицами (родами), принадлежащими к различным высшим единицам (семействам). Существование отдельных форм промежуточного характера, объединяющих признаки различных таксономических единиц, о значении которых мы выше говорили, не противоречит сказанному. Между различными систематическими единицами имеются все же вполне реальные границы. Существование этих границ также не противоречит представлению об общности происхождения различных организмов. Если представить себе родословное древо организмов, то отдельные ветви в современную или иную эпоху (т. е. поперечные разрезы через эти ветви) представляются в виде вполне обособленных и, быть может, даже резко отличающихся друг от друга единиц. Однако в прошлые эпохи обязательно когда-то был момент, когда эти ветви едва только обособлялись друг от друга или от общего ствола близкородственных форм. Обособленность систематических подразделений не дана изначально, а развилась постепенно, по мере исторического расхождения признаков, среди организмов, происшедших ранее из единой и однородной группы живых существ.

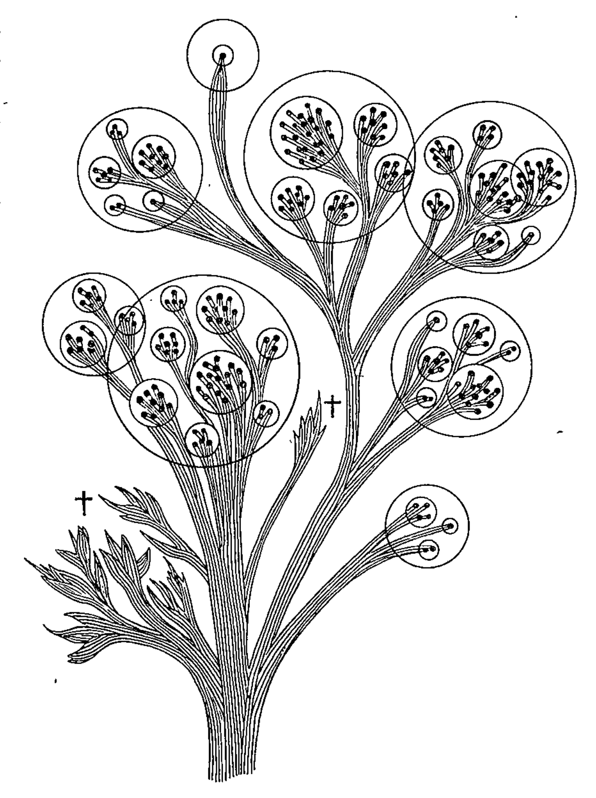


Рис. 25. Таксономическое распределение организмов.

Сходные виды группируются, образуя роды. Роды группируются в естественные семейства. Известное число сходных семейств образуют отряды и т. д. На схеме показано распределение видов и родов в 8 современных семействах одного отряда. Одно семейство находится на пути к вымиранию и представлено лишь одним родом с одним видом. Такое соподчинение таксономических групп выражает различные степени родства организмов, что показано на схеме последовательным ветвлением родословного древа. †† обозначают несколько вымерших ветвей.

Чем ниже систематическая единица, тем более сходны принадлежащие к ней организмы. Это сходство особенно велико между особями, принадлежащими к одному виду. Оно здесь достигает не только максимальной морфологической, но и наибольшей физиологической близости. Вместе с тем мы устанавливаем в данном случае и нечто принципиально новое, не встречающееся между особями, принадлежащими к разным видам. Разные особи одного вида обычно скрещиваются между собой, и в их потомстве соединяются воедино признаки родительских особей. Это скрещивание всегда поддерживает значительную однородность населения. Между особями, принадлежащими к разным видам, подобное скрещивание возможно лишь в виде исключения и практически не имеет никакого значения. Границы между различными видами всегда вполне реальны. Однако и здесь мы должны отметить, что в процессе исторического расхождения признаков часто удается отметить момент первого обособления видов друг от друга, и в этот момент становления новых видов прочная граница между

ними еще не установилась. Возникновение новых видов, когда их обособление еще едва намечается и они лишь начинают становиться вполне реальными и ясно отграниченными систематическими единицами, может, конечно, происходить и в современную эпоху. Такие виды систематики называют сомнительными видами. В этом случае мы присутствуем при самом процессе видообразования. Установление таких исторических моментов становления новых форм имеет особое значение для эволюционной теории. Не случайно Дарвин отметил «происхождение видов» в самом заглавии своей бессмертной книги.

Вид является важнейшей систематической категорией. Ограниченность его существования во времени, его возникновение из другого вида и его растворение в новых видах по мере дальнейшей дифференциации ни в какой мере не подрывает реальности его обособления как естественной группы весьма сходных и совместно размножающихся, т. е. скрещивающихся между собой, особей. *Вид как объективно существующая единица имеет свое начало и имеет свой конец. И начало и конец, совпадающий с началом новых видов, являются важнейшими, узловыми точками эволюционного процесса*, в которых особенно ярко выражается его творческий характер.

Начальные этапы видообразования отмечаются внутривидовой дифференциацией — образованием разновидностей, т. е. мелких подразделений: подвидов, географических рас, экологических и сезонных форм, а иногда даже небольших местных популяций. Значение этих мелких подразделений уже давно служило предметом дискуссии. Еще К. Линней умел их различать. Однако как Линней, так и другие креационисты не придавали им большого значения, рассматривая их как временный результат модифицирующего влияния уклоняющихся факторов (климата и локальных особенностей почвы, питания и т. п.).

Проводилось принципиальное различие между видами, которые сотворены как самостоятельные, и разновидностями тех же видов как непрочными результатами их видоизменения. Между видами не может быть, по теории креационистов, никакой связи, никаких переходов, никаких физиологических соотношений. Наоборот, между разными разновидностями в пределах вида не может быть реальных различий по существу. По мнению креационистов, только вид существует реально, и притом неизменен во времени. Все другие систематические единицы совершенно искусственны.

На самом же деле все конкретные систематические единицы имеют реальное существование как естественные группировки организмов в данную эпоху. Вместе с этим Дарвин показал их изменчивость и ограниченность существования во времени. Этому не противоречит то обстоятельство, что большинство систематических категорий оценивается, т. е. возводится в тот или иной ранг, на основании субъективных моментов. Ту конкретную естественную группу, которую один автор называет семейством, нередко другой автор с неменьшим основанием принимает за большой род и т. п.

Дарвин положил много труда на доказательство отсутствия принципиальных различий даже между основной и наиболее определенной единицей — видом — и его более мелкими подразделениями — разновидностями (подвидами). Этот факт особенно важен, потому что в корне подрывает представления креационистов.

Ненадежность морфологических критериев вида и разновидности была известна уже давно, и поэтому еще Кювье настаивал на значении физиологического критерия — скрещиваемости и полной плодовитости потомства, полученного от любых особей в пределах вида. Однако Дарвин ясно пока-

зал, а позднейшие исследования подтвердили, что и этот критерий не имеет безусловного значения. Иногда и особи, принадлежащие к разным несомненным, морфологически ясно обособленным видам, не только могут скрещиваться меж собой, но и дают в некоторых случаях вполне плодовитое потомство.

С другой стороны, иногда и разновидности плохо скрещиваются, и известны случаи полной стерильности разных внутривидовых форм.

У растений известны и специальные приспособления, устраняющие возможность самоопыления (гетеростилия). При этом в одной и той же популяции имеются две формы, а опыление внутри каждой из них оказывается невозможным.

Условность физиологического критерия вида особенно убедительно доказывается тем, что в некоторых случаях реципрокные скрещивания дают противоположный результат. Так, например, при опылении «ночной красавицы» *Mirabilis jalapa* ♀ пыльцой *M. longiflora* ♂ можно легко получить потомство. Можно было бы на этом основании принимать их за разновидности. Однако при обратном скрещивании *M. jalapa* ♂ на *M. longiflora* ♀ потомства не получается. На этом основании их следует отнести к разным видам. Один и тот же критерий дает, таким образом, противоречивый результат, и это лучше всего показывает ненадежность его изолированного применения.

Между разновидностью и видом нет вполне принципиальных и безусловных различий, они различаются между собой лишь по степени расхождения. Это объясняется тем, что на самом деле разновидность переходит в вид. Разновидность есть зачинающийся вид, а вид есть вполне оформившаяся и более резко обособившаяся разновидность. Прогрессирующая разновидность со временем приобретает значение хорошего вида.

Другие доказательства видообразования. Кроме фактов наличия переходов между некоторыми видами и невозможности установления безусловного критерия для распознавания видов и разновидностей, имеются и другие косвенные доказательства существования процесса видообразования. Ч. Дарвин собрал много фактов такого рода. Он обратил особое внимание на то обстоятельство, что виды, представленные большим числом особей, обыкновенные и широко расселенные, обнаруживают наибольшее многообразие, более или менее явно показывая распад на местные формы — подвиды. С другой стороны, виды, бедные особями, ограниченные в своем распространении, представляются более однородными: не обладая достаточными преимуществами, они не в состоянии конкурировать с более распространенными видами, а вместе с тем и не могут образовать новые формы.

«. . . виды, наиболее процветающие, или, как их можно назвать, господствующие, — те, которые широко расселены, наиболее широко рассеяны по своей области и наиболее богаты особями, — чаще всего дают начало хорошо выраженным разновидностям, или, с моей точки зрения, зарождающимся видам», «. . .виды редкие будут во всякий данный период времени изменяться и совершенствоваться медленнее и в жизненной борьбе будут побеждены изменившимися и усовершенствовавшимися потомками видов обыкновенных» (Дарвин).

Соответственно и виды больших родов оказываются более дифференцированными, чем виды малых родов, «так как всюду, где уже образовалось много близких видов (т. е. видов одного рода), должно, как общее правило, еще продолжаться образование новых разновидностей, или зарождающихся видов». В качестве конкретного примера можно было бы привести байкальских бокоплавов (рис. 121), которые представлены большим числом эндемичных родов (36), с очень большим числом видов (более 200) и значительным числом подвидов. Очевидно, после образования Бай-

кала бокоплавы нашли здесь благоприятные условия и сильно размножились. «Господствующая» форма дифференцировалась, дала начало многим видам, которые распадались дальше, преобразовывались в роды, а новые виды продолжают и далее дифференцироваться, образуя подвиды и экологические формы.

Точно так же в больших родах виды, представляющие более близкие степени родства, скучены вокруг других видов и этим напоминают еще разновидности. Вместе с тем виды, связанные близким родством с другими видами, имеют обычно, подобно разновидностям, ограниченное распространение.

Все это понятно, если виды были прежде разновидностями. Крупные виды с их разновидностями во многом напоминают роды с их видами, так как и в самом деле крупные виды находятся на пути преобразования в роды.

Гомология органов как одно из выражений реального родства организмов. Сходство органов животных (принадлежащих к одному и тому же типу), выражающееся в их положении, соотношениях с другими органами, в общем плане строения и в развитии из сходного зачатка зародыша, уже давно обращало на себя внимание исследователей, совершенно независимо от каких-либо теорий происхождения живых существ. Э. Ж. Сент-Илер называл такое сходство аналогией, а Р. Оуэн ввел для него термин «гомология органов». При господстве креационистских представлений такое сходство не могло иметь разумного объяснения. В нем видели лишь одно из выражений единства плана, которым руководился творец при создании животных, относящихся к одной группе (типу). При этом иногда употреблялось и выражение «родство» организмов. Однако это было лишь фигуральное обозначение идеальной близости. Эволюционная теория, естественно, считает глубокое сходство гомологичных органов выражением общности происхождения сравниваемых форм и видит в нем одно из доказательств реального родства организмов.

Рассмотрим в качестве конкретного примера гомологичных органов строение парных конечностей наземных позвоночных. Скелет конечностей амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, несмотря на довольно крупные различия во внешнем виде конечностей и выполняемой ими функции, оказывается построенным сходно (рис. 26). Мы видим, что кости скелета связаны в однотипную систему. Несмотря на различия в форме отдельных элементов, они сходны именно в своей взаимосвязи. С плечевым поясом соединяется суставом одна удлиненная кость (плечо — humerus), обладающая характерной формой суставных поверхностей и некоторыми не менее характерными выростами для прикрепления мышц. Эта кость сочленяется с двумя менее длинными костями, взаимно до известной степени смещаемыми (локтевая и лучевая кости). Одна из них несет локтевой отросток для прикрепления мышц. Дистально к ним прикрепляется кисть, состоящая из основания (запястье), разбитого на группу определенных небольших косточек и ряда (обычно пяти) расчлененных лучей, образующих пясть и пальцы конечности. Некоторые косточки могут отсутствовать, другие могут быть замещены комплексом сросшихся косточек, но все же в основном в каждой конечности мы находим одни и те же гомологичные элементы скелета. Коренное различие функций конечностей может быть связано с очень большими изменениями их строения (например, крыло птицы), однако это не мешает нам распознать в их скелете тот же основной план строения, те же гомологичные части. Огромное разнообразие в функциях конечностей млекопитающих чрезвычайно слабо отражается на основных чертах их строения. Скелет крыла летучей мыши, ласта кита, служащего для плавания, роющей лапы крота, передней ноги таких прекрасных бегунов, как копытные, или таких массивных животных, как слон, скелет обезьяньей конечности, служащей для лазания или хватания,

или, наконец, скелет руки человека — все они различаются по общей форме отдельных элементов, но в сущности построены по одному и тому же плану и содержат сходно расположенные, гомологичные части. Значение этого сходства соотношения частей в общем плане строения гомологичных органов увеличивается во много раз, если мы учтем, что в индивидуальном развитии этих животных гомологичные органы развиваются сходным пу-

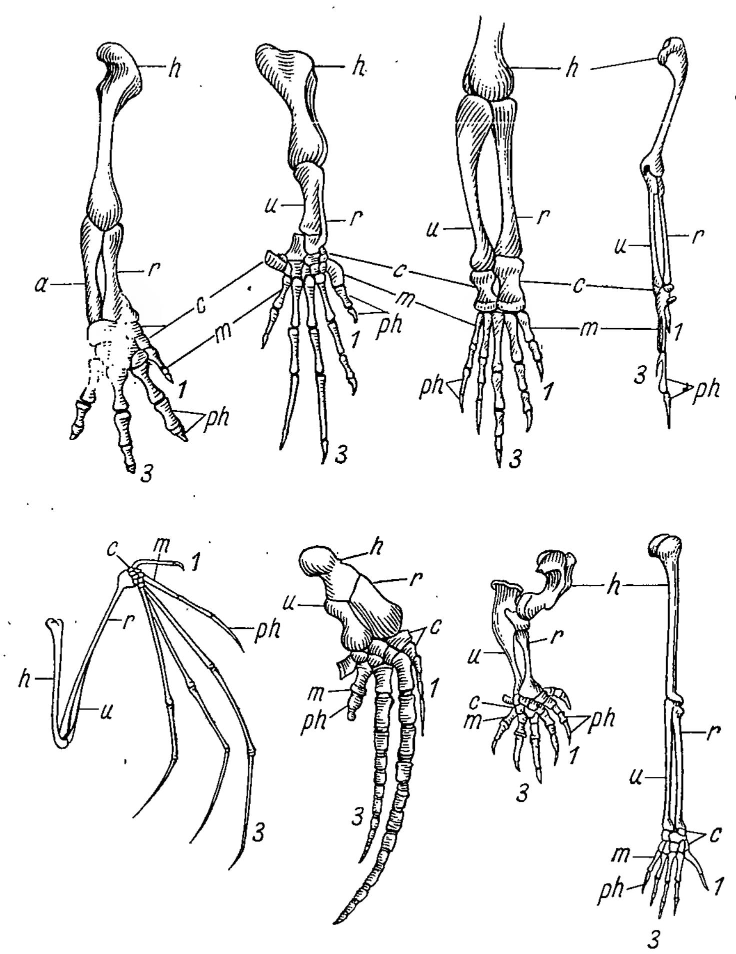


Рис. 26. Гомология передних конечностей наземных позвоночных.

В верхнем ряду слева направо: скелет конечностей саламандры, морской черепахи, крокодила и птицы; в нижнем ряду: летучей мыши, кита, крота и человека. Гомологичные части обозначены одинаковыми буквами и цифрами.

Сходство в строении конечностей, несущих весьма различные функции, объяснимо лишь общностью происхождения всех наземных позвоночных.

тем из совершенно сходных зачатков. Зачатки конечностей у зародышей млекопитающих и даже у зародышей всех наземных позвоночных вообще настолько сходны, что с трудом верится, что из таких одинаковых зачатков могут развиться органы, столь различающиеся по своим функциям.

Сходство строения гомологичных органов получает свое научное объяснение лишь в эволюционной теории. Это сходство — убедительное доказательство общности происхождения сравниваемых животных. Известный орган (например, конечность) их общего предка (амфибии) во время дальнейшей истории видоизменялся в различных направлениях соответ-

ственно тем новым функциям, которые он приобретал в новой обстановке. Некоторая общая основа их строения, и в особенности основные черты их зародышевого развития, длительно сохраняются у потомков как свидетельство общности их давнего исторического прошлого.

Отражение истории организмов на их строении и на процессах зародышевого развития

Установление гомологии органов во многих случаях дает уже возможность судить об истории сравниваемых организмов. Однако обыкновенно этих данных недостаточно, так как далеко не всегда можно среди родственных организмов с несомненностью отличить производную форму от исходной. Поэтому имеется опасность принять измененную форму за родоначальную или наоборот.

В некоторых случаях, однако, история организма отражается на его строении совершенно ясно, и такие факты дают одни из лучших доказательств реальности эволюции. Таково, например, значение рудиментарных органов.

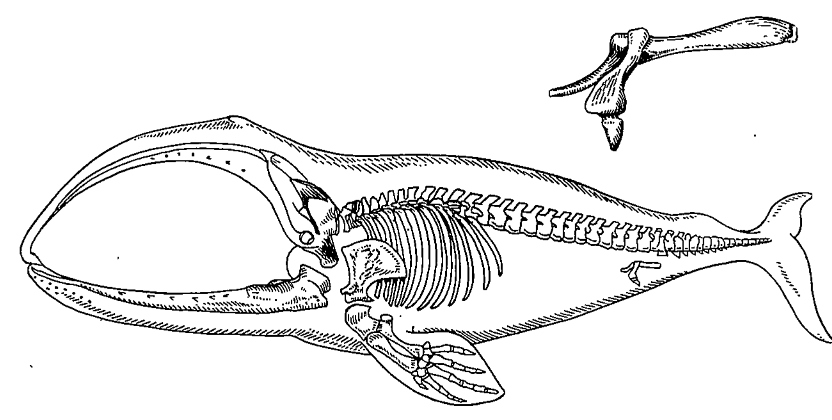


Рис. 27. Скелет беззубого кита с рудиментом таза и задней конечности. Вверху рудиментарные части в увеличенном виде.

Рудиментарные органы как свидетельства исторического прошлого. Существование недоразвитых органов, сходных по своему строению и связям (гомологичных) с известными органами родственных животных, но не несущих их типичной функции, бесполезных, по-видимому, для их обладателей, совершенно непонятно с точки зрения креационизма. Какой смысл имеют скрытые в стенках тела у китообразных (рис. 27) недоразвитые кости таза и задних конечностей? Трудно найти какое-либо разумное объяснение их существования вне рамок эволюционной теории. Согласно последней, это остатки задних конечностей, служивших у далеких предков китообразных нормальными органами движения, но утративших эту функцию при переходе к водной жизни, когда роль двигательного органа перешла к хвостовому плавнику. У некоторых змей, а именно у удавов, по бокам клоаки также имеются остатки таза и задних конечностей. Эти бесполезные рудименты могут рассматриваться только как наследие отдаленных предков, которые передвигались, подобно ящерицам, при помощи парных конечностей. У змееобразных ящериц можно проследить постепенную редукцию конечностей по мере удлинения их тела и перехода к новому способу движения — ползанию при помощи боковых извивов тела. Вряд ли у кого-либо возникнут сомнения в том, что крылья птиц — органы летания, и хотя и существуют бегающие нелетающие птицы, например страусы, обладающие все же крыльями, то они вторично утратили способность летать. У страусов имеются крылья как обособленные, нормально не функционирующие органы. У новозеландской птицы бескрыла, или киви, крылья совсем рудиментарны и скрыты в наружном оперении. Единственное рациональное объяснение существования этих недоразвитых органов, не несущих свойственной им функции, — в происхождении бегающих птиц от нормально летавших родоначальных форм. Рудименты боковых пальцев у лошади (так называемые грифельные косточки) с такой же несомненностью указывают на происхождение современной лошади от трехпалого родоначальника.

Рудиментарные глаза многих обитателей пещер, как например пещерной рыбы (*Amblyopsis*) или протея (*Proteus anguineus*), глубоко скрыты под кожей и нормально не функционируют (рис. 28). Точно так же рудиментарны и лишены своей функции органы зрения у многих роющих животных — у безногих амфибий (гимнофион), у змей *Typhlops*, у кротообразных млекопитающих. Во всех этих случаях возможно лишь одно разумное объяснение: эти животные произошли от нормальных зрячих форм, которые видоизменялись, и в частности утрачивали зрение, в связи с переходом к подземной жизни или к жизни в пещерах, где органы зрения оказались бесполезными. Рудименты глаз являются бесспорным свидетельством их исторического прошлого. Точно так же жужжальца двукрылых насекомых являются рудиментарными крыльями и доказывают их происхождение от нормальных четырехкрылых форм.

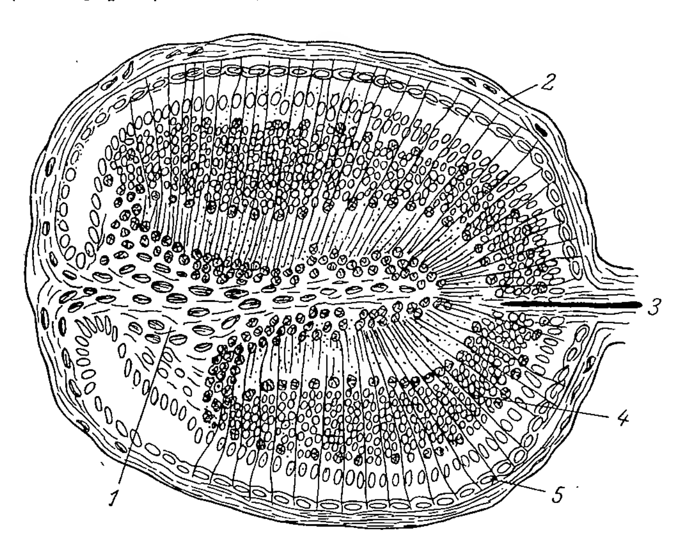


Рис. 28. Рудиментарный глаз протея (*Proteus anguineus*).

1 — стекловидное тело; *2* — склера и сосудистая оболочка; *3* — зрительный нерв; *4* — сетчатка; *5* — пигментная оболочка.

И у человека имеются многочисленные рудиментарные органы. Таковы, например, рудиментарные мышцы, двигающие ушной раковиной, которые нормально не функционируют. Во внутреннем углу глаза у человека имеется полулунная складка, представляющая собой рудимент третьего века, или мигательной перепонки, функционирующей у многих млекопитающих и других позвоночных. У человека, в особенности у зародыша, имеются рудиментарные нёбные валики, которые хорошо развиты у многих млекопитающих. Число примеров рудиментарных органов человека

могло бы быть значительно увеличено. Однако достаточно приведенного, так как и оно вполне ясно указывает на родство человека с другими животными.

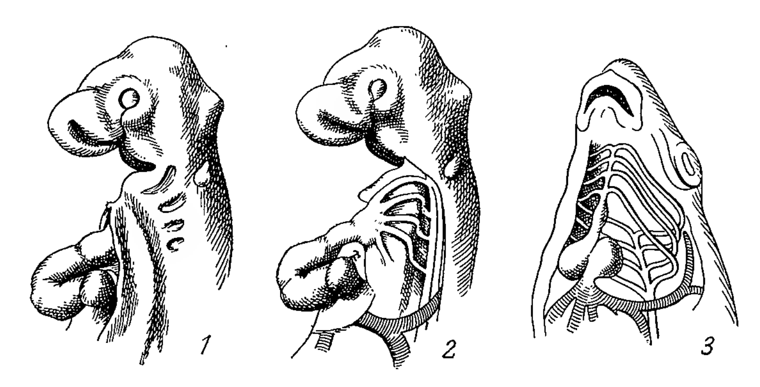


Рис. 29. Сравнение закладки жаберного аппарата у зародыша курицы с жаберным аппаратом костистой рыбы.

1 — жаберные щели зародыша курицы; 2 — то же с удаленными покровами; видны артериальные дуги, идущие по жаберным дугам между жаберными щелями; 3 — артериальные дуги костистой рыбы. Факт закладки частей жаберного аппарата у зародышей наземных позвоночных объясняется их происхождением от рыбообразных предков, дышавших жабрами.

Сходство эмбриональных стадий высших животных с дефинитивным состоянием ниже стоящих животных. Мы уже указывали на то, что животные, относящиеся к одному типу, обнаруживают особо значительное сходство на ранних стадиях индивидуального развития и что это сходство, очевидно, указывает на общность их происхождения (правило зародышевого сходства). Однако еще интереснее то сходство, которое обнаруживают известные стадии эмбрионального развития высших животных с дефинитивными состояниями ниже стоящих животных (правило рекапитуляции, см. гл. VII, 3, 4).

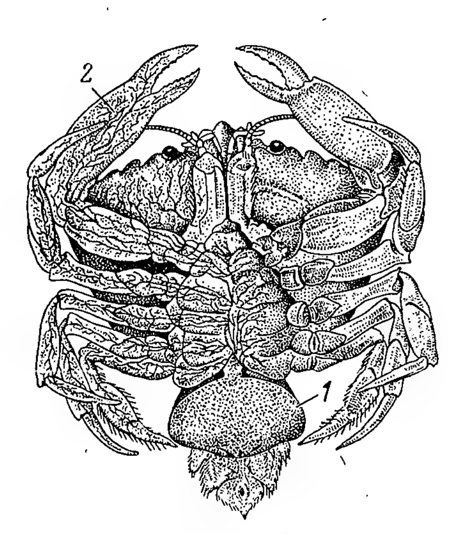


Рис. 30. Саккулина (*Sacculina carcini*) — корнеголовый рак — мешковидный паразит краба *Carcinus maenas*. (По Деляжу).

1 — взрослая саккулина, висящая под брюшком краба; 2 — корнеобразные выросты саккулины в теле краба.

Изучение эмбрионального развития высших, наземных, позвоночных показало, что у них закладываются и достигают известного уровня развития некоторые органы, не имеющие у взрослого животного никакого значения, но вполне сходные с органами, характеризующими взрослых рыб. Таков, например, жаберный аппарат, т. е. орган водного дыхания рыб. У зародышей высших позвоночных он, конечно, не достигает полного развития, однако он проходит у них основные стадии своего эмбрионального развития (рис. 29). Закладывается ряд жаберных щелей, соединяющих полость глотки с внешней средой, между ними располагаются мезенхиматозные зачатки скелета и мускулатуры, зачатки жаберных нервов и кровеносных сосудов (артериальные дуги). В основном эмбриональное развитие

высших позвоночных начинается совершенно так же, как и у рыб. Однако у рыб развитие продолжается затем дальше и приводит к сформированию функционирующего дыхательного аппарата с его внутренними жаберными лепестками. Между тем у высших позвоночных развитие останавливается

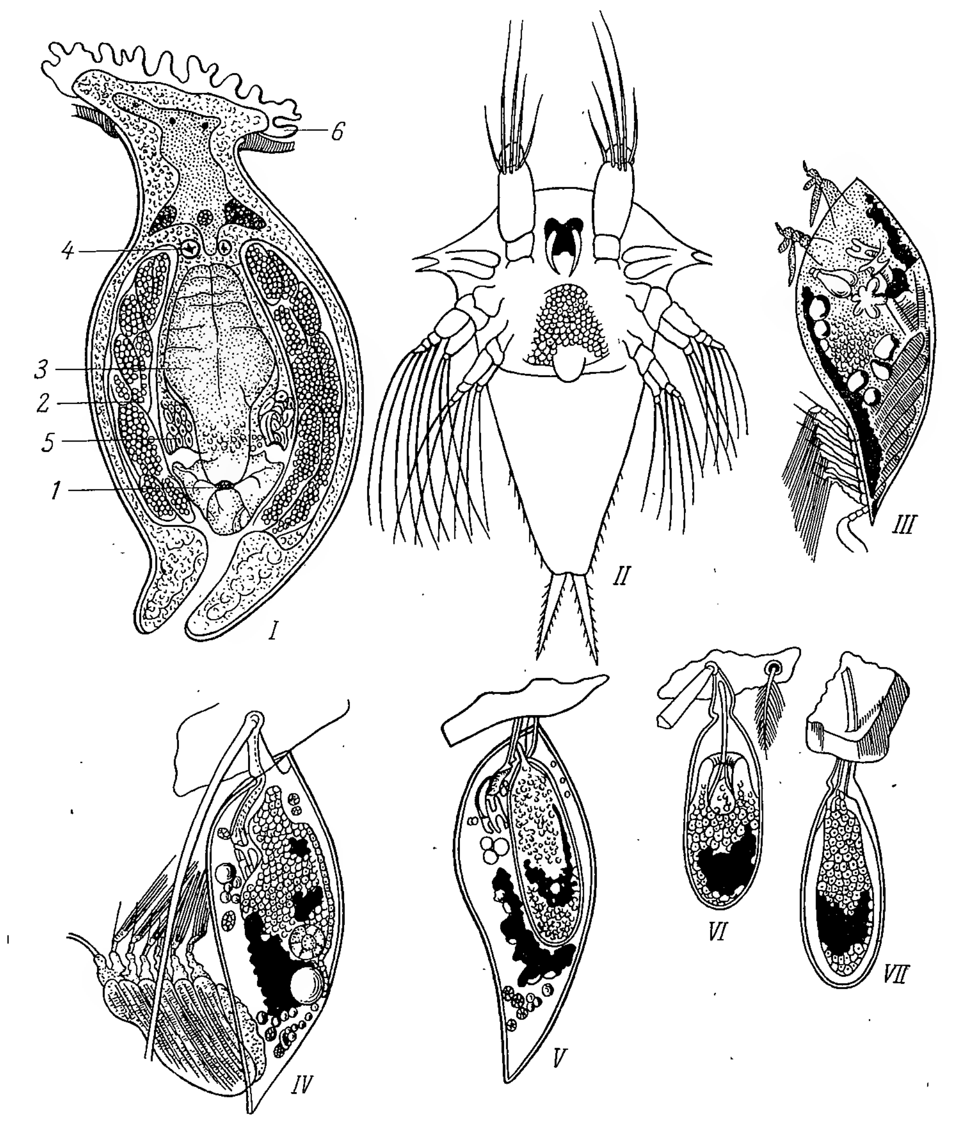


Рис. 31. Развитие саккулины. (По Деляжу).

Продольный разрез молодой саккулины (*I*). Из яиц паразита развивается типичная свободноплавающая личинка раков — науплиус (*II*), превращающаяся позднее в циприсовидную личинку с двустворчатой раковиной (*III*). *IV*, *V*, *VI*, *VII* — стадии регрессивного развития после прикрепления.

1 — нервный узел; 2 — яйца; 3 — яичник; 4 — семенник; 5 — придаточная половая железа; 6 — корневидные отростки.

на ранней стадии, жаберные щели зарастают, а зачатки скелета и мускулатуры получают иное значение, входя главным образом в состав гортани. Жаберный аппарат высших позвоночных рудиментарен. Рудименты его имеют одно лишь временное значение эмбриональных зачатков. Это преходящие, или, как говорят, провизорные, образования. Вряд ли можно

объяснить существование эмбрионального жаберного аппарата у высших животных как-либо иначе, как только унаследованием от живших в воде и дышавших жабрами рыбообразных родоначальных форм. Отказ от такого истолкования фактов означает отказ от научного объяснения.

У взрослых птиц черепная коробка сплошная, но у зародыша и даже у молодого птенца она состоит из тех же отдельных костей, которые различимы и в черепе взрослых рептилий, а от последних, как известно, некогда произошли птицы. У беззубых китов эмбрионально закладываются зубы, и притом весьма многочисленные. Это является очевидным свидетельством их происхождения от форм, обладавших зубами, подобно современным зубастым китам. У взрослых млекопитающих таз состоит из пары безымянных костей, однако у зародыша развиваются три парные кости — лонная, седалищная и подвздошная, которые у взрослого животного срастаются между собой. Стадия трех самостоятельных костей повторяет фазу, сохраняющуюся у рептилий в течение всей жизни. У человека эмбрионально закладывается сплошной волосяной покров на всем теле, включая и лицо. Это несомненно доказывает происхождение человека от форм, обладавших во взрослом состоянии таким же сплошным волосяным покровом, как обезьяны и другие млекопитающие.

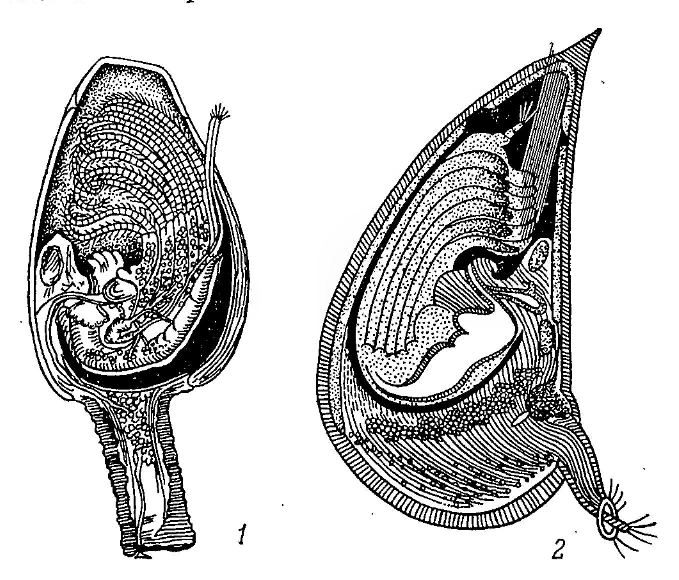


Рис. 32. Усоногий рак «морская уточка» (*Lepas*) с удаленной раковиной. Вид сбоку.

1 — взрослый рачок; *2* — циприсовидная личинка.

У крабов известен паразит саккулина, имеющий вид мешка, набитого половыми продуктами и обладающего как бы корневой системой, пронизывающей все тело хозяина (рис. 30). Из яиц этого паразита развивается прежде всего одноглазая личинка с одной парой усиков и двумя парами членистых плавательных ножек — типичный науплиус, ранняя личинка ракообразных (рис. 31). Затем эта личинка преобразовывается в более сложную форму, напоминающую взрослых низших рачков из рода *Cypris*. Говорят о циприсовидной стадии развития саккулины. Эта личинка обнаруживает несомненное сходство с личинкой усоногих раков (рис. 32). Как и последние, личинка переходит к сидячей жизни. Она прикрепляется к какому-либо крабу и, переходя к паразитизму, испытывает обратное развитие — теряет все свои характерные органы и превращается в почти бесформенного паразита. История этого организма выступает с предельной ясностью. Родоначальная форма, относящаяся к усоногим ракам, прикреплялась не к камням и скалам, как большинство последних, а к крабам и постепенно перешла к паразитическому питанию со всеми вытекающими отсюда последствиями.

Из яиц свободноплавающей морской лилии *Antedon* развивается личинка, которая превращается затем в небольшую лилию, сидящую на длинном стебельке (рис. 33, *1*). Позднее лилия освобождается от стебелька и превращается в подвижную форму (рис. 33, *2*). На стадии стебельчатой лилии она во многом сходна с сидячими лилиями рода *Rhizocrinus* (рис. 33, *3*) и ясно указывает на происхождение современных свободноживущих лилий от сидячих (что подтверждается и палеонтологическими данными).

Из яиц асцидий развивается свободноплавающая личинка со сложной организацией хордового животного (рис. 21). Эта личинка прикрепляется затем к подводному предмету и испытывает значительное упрощение и изменение своего строения. Она теряет органы чувств, органы движения и свой трубчатый мозг (от центральной нервной системы сохраняется лишь один нервный узел). В мешковидной взрослой асцидии трудно признать представителя высокоорганизованных хордовых животных. Однако история развития доказывает это с несомненностью. Кроме того, мы видим здесь ясное отражение исторического прошлого асцидий, перешедших к сидячей жизни и утративших в связи с этим высшую организацию подвижного животного.

Личинки амфибий обладают наружными жабрами, вполне сходными с личиночными жабрами двоякодышащих рыб и несомненно унаследованными от общих с ними рыбообразных предков (примитивных кистеперых рыб).

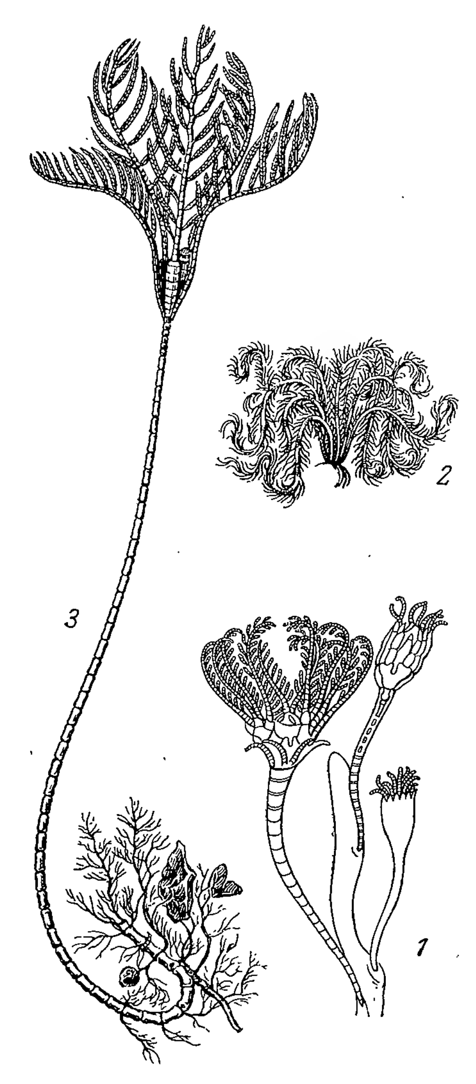


Рис. 33. Морские лилии.

1 — сидячие личинки подвижной морской лилии *Antedon mediterranea*; *2* — взрослая подвижная лилия *A. macronema*; *3* — сидячая морская лилия *Rhizocrinus lofotensis*.

Личиночная форма многих примитивных моллюсков на ранних стадиях своего развития представляет собой настоящую трохофору, вполне сходную с таковой кольчецов, и несомненно документирует происхождение моллюсков от высших червей (так же как и дробление, и сходство ранних стадий развития вообще). В этих примерах рекапитуляция предковых состояний естественно сходится с проявлениями зародышевого сходства родственных форм.

Географическое распространение организмов как выражение исторических процессов

С точки зрения веры в сотворение организмов их географическое распределение должно представляться неразрешимой загадкой. В самом деле непонятно, почему для сходных климатов удаленных точек земного шара, как например, для умеренного климата Австралии и Европы, для Южной Америки, Южной Африки и Австралии, лежащих в одних и тех же широтах, или для тропической Америки и тропической Африки, созданы столь различные организмы и почему для Африки и Европы созданы многие сходные организмы. Еще менее понятно своеобразие островных фаун, не связанное с климатическими особенностями данных островов.

На самом деле животные вовсе и не «созданы» для определенного климата или определенной территории. Это лучше всего доказывается многочисленными случаями успешной акклиматизации животных и растений и в особенности нередкими случаями заноса различных животных и растений в чуждые страны, где они не только успешно размножились, но и стали вытеснять представителей местной фауны и флоры.

При изучении географического распространения животных и растений ясно выступает значение водных и частью горных преград, а также безводных пространств пустынь для расселения многих представителей сухопутной фауны и флоры.

Река Днепр является, например, границей ареалов распространения правобережного европейского суслика (*Citellus citellus*) и левобережных крапчатого и малого сусликов (*C. suslica* и *C. pygmaeus*). Обыкновенный еж встречается исключительно в правобережной Украине и отсутствует в левобережной. Не менее ясно и значение водоразделов и пространств суши для расселения водных организмов.

Так, например, по всей Сибири, от Приморского края до Урала, при значительных различиях климата на этом огромном пространстве, водится сибирский тритон *Hynobius keyserlingii*, однако в европейской части Союза, даже на западных склонах Урала, он не встречается, хотя на восточных склонах Урала он очень обыкновенен.*

Возможны и вполне эффективные барьеры для глубоководных организмов, населяющих впадины, разделенные подводными хребтами, и не только в океанах, но даже в глубоких озерах, как например в озере Байкал. Барьеры могут иметь и экологический характер. Таковы, например, переходы от пресной воды к соленой в устьях рек или температурный барьер, отделяющий озеро Байкал с его эндемичным населением от связанных с ним заливов, прибрежных озер и рек, которые населены общесибирской фауной. Пустыня Сахара — столь значительная преграда для распространения животных, что является естественной границей между резко отличными фаунами двух разных зоогеографических областей: Эфиопской и Палеарктической. Такое же значение имеют и горные цепи Средней Азии, образующие северную границу Индо-Малайской области. Панамский перешеек является естественной преградой, отделяющей фауну теплых вод Атлантики от фауны Тихого океана. Однако фауны этих океанов в общем сходны. Этому способствовало и то обстоятельство, что сам Панамский перешеек имеет геологически недавнее происхождение. Тем более интересно, что при совершенно сходных климатических условиях по обеим сторонам Панамского перешейка имеются свои характерные представители морской фауны. Из 407 видов тихоокеанской стороны только 71 вид встречается и на атлантической. Из всего числа 1200 видов рыб, живущих по обе стороны перешейка, только 71 вид, т. е. 6% общего числа, оказывается общим. Однако многие виды являются весьма сходными. Около 100 видов имеют параллельные им формы по другую сторону перешейка. Этот параллелизм, очевидно, связан с недавним возникновением перешейка и указывает на недавнее расхождение этих фаун.

* Известны случаи нахождения сибирского тритона в Горьковской области и под Сыктывкаром. По мнению П. В. Терентьева (1961), в данном случае имеет место естественное расселение вида, так что сибирский тритон, возможно, сумел преодолеть Уральский хребет, однако не исключена и возможность заноса и выпуска этого вида в природные условия натуралистами-любителями. (Прим. *ред.*).

Еще Уоллес разделил всю фауну суши на 6 зоогеографических провинций (рис. 34). И в настоящее время различают: 1) Палеарктическую область, охватывающую Европу, Северную Африку, Северную и Среднюю Азию, Японию; 2) Неоарктическую область — в Северной Америке; 3) Эфиопскую область, занимающую Африку к югу от Сахары; 4) Восточную, или Индо-Малайскую, область, охватывающую Южную Азию и Малайский архипелаг; 5) Неотропическую область, простирающуюся по Южной и Центральной Америке, и, наконец, 6) Австралийскую область, охватывающую Австралию, Новую Гвинею, Новую Зеландию, Тасманию, Новую Каледонию, Соломоновы острова и юго-восточную часть островов Малайского архипелага.

При этом Палеарктическая и Неоарктическая области столь сходны, что их нередко объединяют под наименованием Голарктики. Кроме того, эти фауны связаны переходами и с Восточной, и с Эфиопской, почему весь этот комплекс иногда обозначают как Арктогеа, противополагая Неотропической области — Неогеа и Австралийской — Нотогеа.

Сходство фаун огромных пространств суши северного полушария, ясно выраженное, несмотря на большие климатические различия, несомненно обусловлено геологически недавним существованием непрерывной связи между азиатским и американским континентами в районе нынешнего Берингова пролива. В прошлом несомненно происходило беспрепятственное расселение многих животных и растений по всем странам северного полушария.

Наоборот, фауны Южной и Северной Америки, или, точнее, Неотропической и Неоарктической областей, несмотря на существование современной сухопутной связи между ними, обнаруживают в высшей степени глубокие различия. Геологические данные показывают, однако, что эта связь установилась лишь недавно. Южная, Центральная и Северная Америки были разделены водными пространствами на месте Панамского перешейка и несколько севернее, на юге Мексики. Распределение животных и своеобразие неотропической фауны делается понятным при учете сравнительно недавней изоляции соответствующих пространств суши.

Страны южного полушария обнаруживают огромные различия в населяющих их фаунах, и это получает исчерпывающее объяснение в давней оторванности этих материков друг от друга.

В Южной Африке живут многочисленные высшие копытные, крупные хищники и высшие обезьяны. В Южной Америке нет этих форм, но имеются своеобразные примитивные копытные — лама, тапиры, пекари, ленивцы и броненосцы, только низшие (широконосые) обезьяны — ревуны и игрунки, а также некоторые представители сумчатых (опоссумы — Didelphyidae и *Caenolestes*); много оригинальных птиц — южноамериканский страус нанду, тинаму, колибри, туканы. Отметим, что фауна Южной Америки не только своеобразна, но во многом и весьма примитивна.

Еще более своеобразна, а вместе с тем и более примитивна фауна Австралии. В Австралии ко времени ее открытия европейцами вовсе не было плацентарных млекопитающих, за исключением летучих мышей, а также некоторых мышей, собаки динго и свиньи (на Новой Гвинее), очевидно,

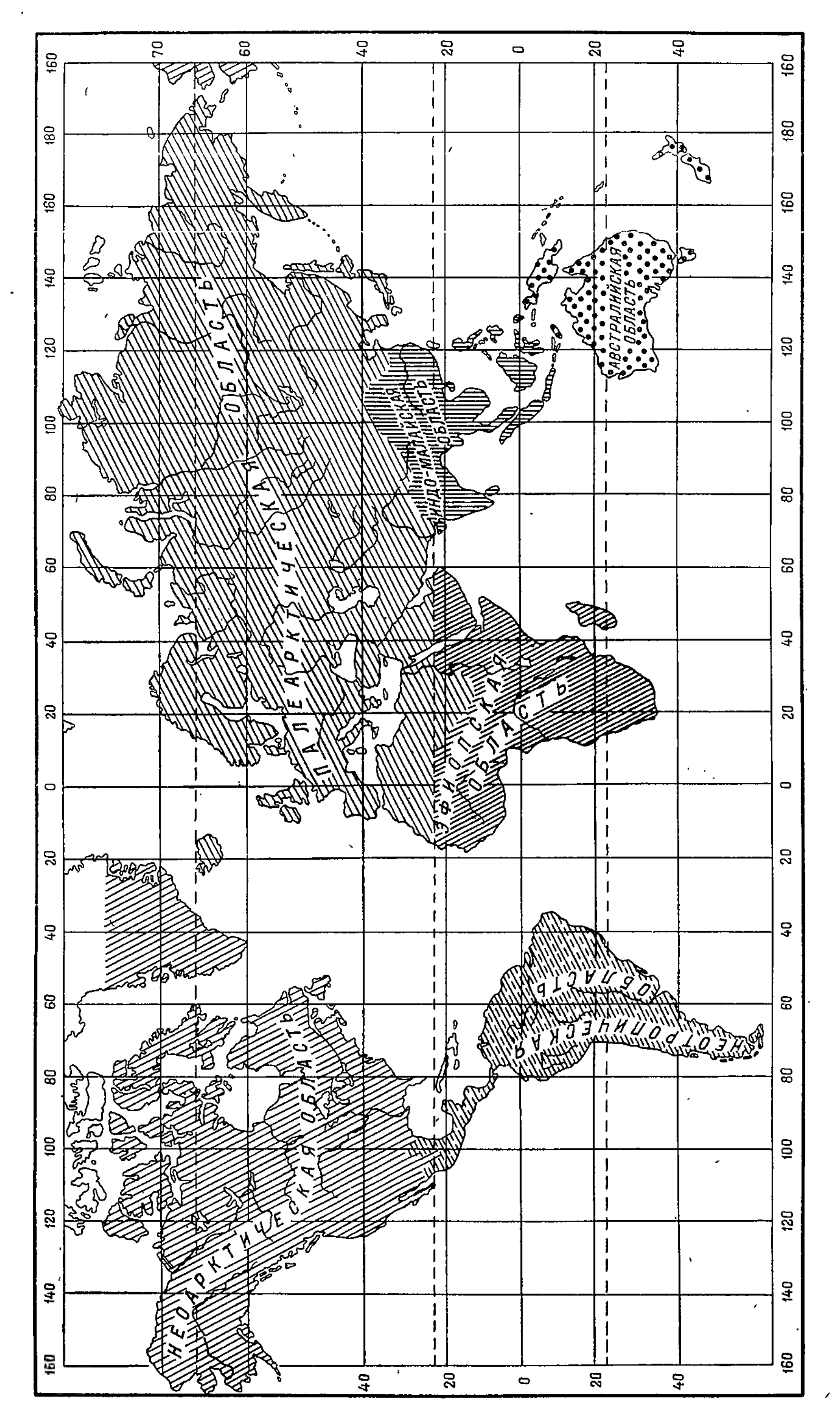


Рис. 34. Зоогеографические области земного шара.

Своеобразие фаун отдельных областей объясняется исторической обособленностью соответствующих территорий.

завезенных еще первобытным человеком. Зато в ней имелось огромное разнообразие сумчатых млекопитающих и два рода клоачных — ехидна и утконос. Таким образом, Австралия была заселена наиболее примитивными формами современных млекопитающих вообще. Высших млекопитающих в ней не было, хотя имеются все условия для их процветания, как это показывает факт позднейшего ее заселения при участии человека (кролики и свиньи там даже одичали). Из птиц характерны австралийский страус эму, казуар, райские птицы, лирохвосты. Из рыб интересно «живое ископаемое» — двоякодышащая рыба *Neoceratodus*. На Новой Зеландии своеобразны бескрыл, или киви, и попугаи стрингопс и нестор, а также остатки гигантских, теперь уже выбитых, бегающих птиц моа (*Dinornis*), но в особенности заслуживает внимания существование примитивнейшей рептилии — гаттерии (*Sphenodon*), также «живого ископаемого».

Геологические данные показывают, что Австралия обособилась от Южной Азии в юрский период, когда высших млекопитающих еще не существовало. Дольше (еще в третичном периоде) сохранялась связь Австралии и Южной Америки через антарктический материк, и это служит объяснением некоторого сходства их фаун (сумчатые). Таким образом, географическое распределение животных находится в явной зависимости от истории населенных ими континентов.

Интересно отметить примитивность фаун более изолированных (Южная Америка) и в особенности малых (Австралия) континентов. Крупные острова материкового происхождения приближаются в этом отношении к малым материкам и отражают эту закономерность, пожалуй, еще более ярко. Поразительны различия в фауне между Мадагаскаром и Африкой. Мадагаскар населен эфиопской фауной, что вполне согласуется с его происхождением путем обособления от Африканского материка. Однако, в то время как для Африки характерны крупные копытные — быки, антилопы, жирафы, зебры, носороги и слоны, большие хищники — львы, леопарды и гиены, а также высшие обезьяны (павианы, мартышки и человекообразные), на Мадагаскаре нет ни крупных хищных, ни копытных (есть, правда, свиньи), ни настоящих обезьян. Зато на Мадагаскаре имеются более примитивные виверры и масса разнообразнейших полуобезьян (лемуры, из которых 4 семейства эндемичны, т. е. встречаются только на этом острове). Имеется множество различных хамелеонов и останки выбитой гигантской бегавшей птицы *Aepyornis*. Особенно интересно, что на Мадагаскаре сохранились наиболее примитивные из современных насекомоядных — тенреки (*Centetes*, *Hemicentetes* и *Microgale*). Мадагаскар отделен от Африки весьма глубоким и древним Мозамбикским проливом, и это давнее обособление острова вполне объясняет нам своеобразие его фауны и ее значительную примитивность. Последнее, однако, указывает также на то, что на малых пространствах суши темп прогрессивной эволюции оказывается более низким, чем на больших континентах. Объяснение этим фактам будет дано в дальнейшем изложении. Они являются одним из доказательств правильности дарвиновской теории естественного отбора.

Не менее яркими свидетельствами исторического прошлого фаун и флор являются многочисленные факты прерывистого распространения организмов (рис. 35). Еще Дарвин обратил особое внимание на поразительный факт сходства или даже идентичности многих альпийских растений и высокогорных животных, живущих на горных цепях и вершинах, разделенных низменными пространствами в тысячи километров. Особенно важно, что нередко те же растения и животные встречаются, кроме того, и в полярных странах: «. . . замечательно, что многие растения живут в снеговой области Альп и Пиренеев и на крайнем севере Европы; но еще

замечательнее, что растения Белых гор в Соединенных Штатах Америки те же, что и в Лабрадоре, и почти те же, как мы это знаем от Аза-Грея, что растут на высочайших горах Европы». Дарвин дал блестящее объяснение этим фактам, основываясь на фактах геологического прошлого. Во время общего охлаждения стран северного полушария в течение последнего ледникового периода они были, очевидно, сплошь заселены арктическими формами. Однако, по мере того как климат становился вновь теплее, арктические формы должны были, с одной стороны, отступать

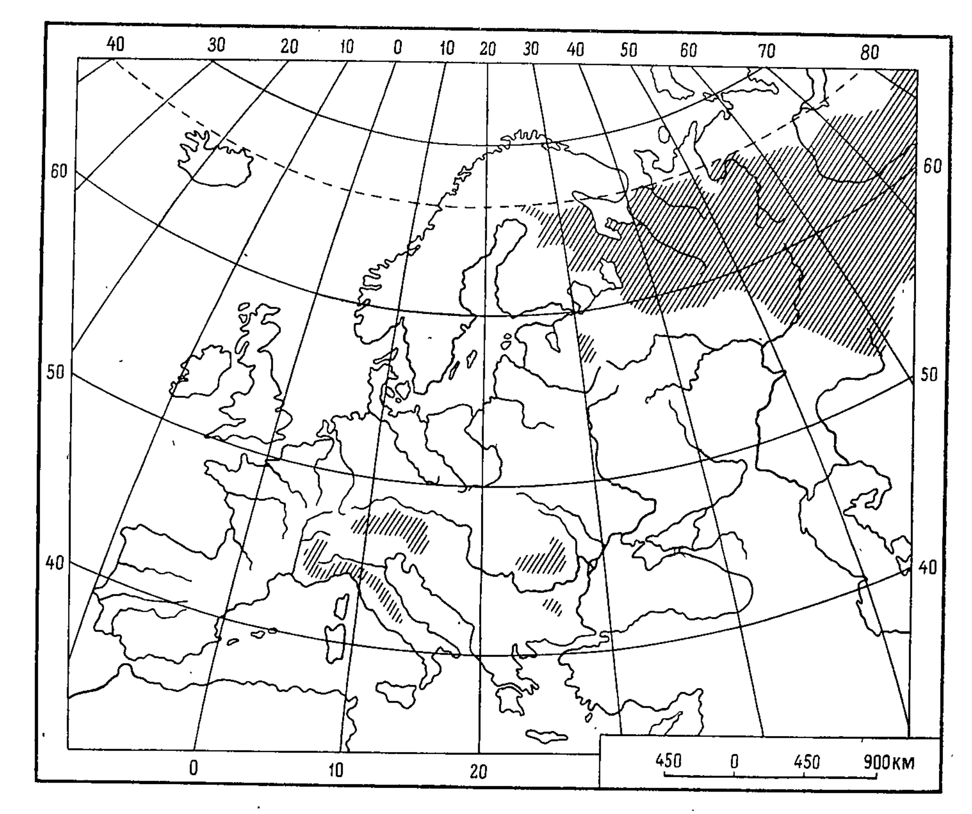


Рис. 35. Арктическо-альпийское разъединение ареала ломоноса (*Clematis alpina*) (обозначен штриховкой).

Пример прерывистого распространения организмов.

к северу, а с другой — подниматься на горные хребты, следуя направлению отступавших ледников. Таким образом, современное прерывистое распространение альпийских форм есть результат потепления климата северного полушария в послеледниковое время. Раньше их распространение было сплошным.

И другие случаи прерывистого распространения организмов объясняются их отступанием в различные «убежища» после сплошного распространения данных форм в период их процветания. Так, например, тапиры представлены в современной фауне одним видом в Индо-Китае и 4 видами в Центральной и Южной Америке. Где-либо в промежуточных областях их в настоящее время не имеется. Однако палеонтологические находки остатков тапира показывают их сплошное (в третичном периоде) распространение по континентам Азии, Европы и Северной Америки.

Бизоны имелись еще недавно в Северной Америке (*Bison americanus*) и в Восточной Европе (в Беловежской пуще и на Кавказе *B. bonasus*).

Однако ископаемый *Bison priscus* был распространен по всей Европе, Азии и Северной Америке. Удивительным кажется факт прерванного распространения человекообразных обезьян в Эфиопской и Индо-Малайской областях. Однако ископаемые остатки третичных человекообразных обезьян показывают их прежнее сплошное распространение в Южной Азии, Европе и во всей Африке.

Гигантская саламандра *Cryptobranchus* (*Megalobatrachus*) *japonicus* водится в Японии и Юго-Восточном Китае. Близкая к ней форма *Cryptobranchus* (*Menopoma*) *alleghaniensis* — в Северной Америке. Однако ископаемая *Andrias scheuchzeri* найдена в Европе и показывает вероятность сплошного распространения этих родственных форм в прежние времена.

Прерывистое распространение характерно для организмов, находящихся в периоде своего угасания. Многие примитивные и специализированные формы обладают таким островным распределением. Из хрящекостных рыб ложкорыл (*Spatularia folium*) встречается в Миссисипи (Северная Америка), а родственная форма (*Psephurus*) — в Ян Тсе Кианге (Китай); скафиринх (*Scaphirhynchus*) обитает в Миссисипи, а виды близкого рода (*Pseudoscaphirhynchus*) живут в Средней Азии в Амударье и Сырдарье. Один вид рыбы, близкий к щуке, — умбра (*Umbra*) — водится в Дунае, а другой вид того же рода живет в Северной Америке.

Подобные же примеры можно привести и для растений. Тисс (*Taxus baccata*) встречается в Европе, на Кавказе, в Гималаях, а близкие виды — на Амуре, на Сахалине, в Японии и в Канаде. Магнолии (*Magnolia*) распространены в Юго-Восточной Азии вплоть до Японии и Кореи, с одной стороны, и в юго-восточной части Северной Америки, а также в Центральной Америке — с другой. В ископаемом состоянии они известны на огромных пространствах северного полушария до Гренландии, Шпицбергена, Сахалина и Аляски включительно. На этих обширных пространствах магнолии были уничтожены суровыми условиями ледникового периода. Араукарии (*Araucaria*) растут в Южной Америке, в Австралии и на Новой Гвинее. В меловом и третичном периодах они встречались и в Европе. Азалия — *Asalea pontica* (*Rododendron flavum*) растет на Кавказе и в горах Малой Азии, но также — в качестве реликта третичной флоры — в юго-западной Белоруссии. Примером прерывистого распространения у растений может служить и обыкновенный ландыш — *Convallaria majalis*. В Европе он широко распространен, достигая на востоке Уральского хребта. В степной части Юго-Восточной Европы его нет, но в горных лесах Закавказья появляется немного отличный вид с более крупными цветами — *C. transcaucasica*. В Западной и Средней Сибири ландыша нет, однако на Дальнем Востоке имеется близкий вид — *C. manshurica*, а на Сахалине и в Японии — *C. keiskei*. В Северной Америке, в Аллеганах, имеется также свой вид ландыша — *C. majuscula*, распадающийся на целый ряд рас. Очевидно, обыкновенный ландыш был широко распространен во всем умеренном поясе северного полушария, но во время ледникового периода его ареал был разбит на части и после этого полностью восстановился лишь в Европе.

Во всех этих случаях прерывистое распространение есть результат вымирания или вытеснения вида в промежуточных областях.

Островные фауны определяются историей происхождения самих островов. Острова могут иметь материковое происхождение, т. е. представлять результат обособления от материка при погружении промежуточной области, или они имеют океаническое происхождение в результате подъема суши со дна океана — таковы вулканические и коралловые острова. Вместе с тем фауны материковых островов принципиально отличны от фаун океанических островов.

Материковые острова имеют фауну, весьма сходную с фауной ближайшего материка. Фауна эта тем более своеобразна, чем более длительна история существования острова как обособленной части суши. Крупные европейские острова, как например Британские острова, имеют фауну почти совершенно идентичную с фауной европейского континента. Несколько более обособленные острова Средиземного моря, Корсика и Сардиния, обладают также европейской фауной. Однако многие типичные для континента животные представлены здесь местными подвидами или даже близкими видами. Целый ряд европейских птиц образуют на этих островах особые подвиды. То же касается и млекопитающих. Известен местный подвид благородного оленя (*Cervus elaphus corsicanus*), дикий кот Сардинии (*Felis sarda*), небольшой сардинский заяц (*Lepus mediterraneus*), баран муфлон (*Ovis musimon*,) сардинская свинья (*Sus meridionalis*), маленькая местная лисица (*Vulpes ichnusae*). На острове Крит имеются эндемичный еж (*Erinaceus nesiotus*), барсук (*Meles arcalus*), своя местная куница (*Martes foina bunitis*) и особый дикий кот (*Felis agrius*).

Острова, давно обособившиеся от материка, имеют более отличную фауну, характеризующуюся не только местными видами, но и эндемичными родами и семействами, как мы это видели на примере Мадагаскара. Длительная история острова как обособленной части суши неизменно связана с крупными изменениями его обитателей, которые являются нигде более не встречающимися эндемиками. Островные животные имеют свою историю, и эта история определяется историей самого острова, на котором их организм преобразовывался.

Океанические острова имеют прежде всего весьма бедную фауну, и это в особенности касается тех сухопутных животных, которые не могут преодолеть значительного водного пространства. На удаленных островах такие животные полностью отсутствуют. Отсутствуют на океанических островах и амфибии, так как они, как правило, не выносят морской воды. Вся фауна несет на себе отпечаток случайности заселения отдельными представителями с ближайших материков.

Галапагосские острова, исследованные Дарвином, имеют вулканическое происхождение. Они удалены на 1000 километров от западных берегов Южной Америки. Фауна имеет явно американское происхождение. Кроме птиц, которые, очевидно, занесены ураганами (108 видов, из которых 82 ограничены в распространении островами), сухопутных животных немного. Они, однако, интересны, так как показывают ход видообразования на отдельных островах. На островах встречалось 15 видов гигантских сухопутных черепах; каждый вид обитал только на одном острове. Только на большом центральном острове Эльбмарл имелись 4 вида этой черепахи. Однако на этом острове не 1 вулкан (как на других), а 5, и он, очевидно, образовался путем слияния 5 островов. Изоляция сухопутной фауны на отдельных островах привела к обособлению особых видов на каждом острове. Такая же дифференциация произошла с гекконом *Phyllodactylus* (один центральный вид *Ph. galapagensis* и шесть периферических на 6 разных островах). Эндемичная ящерица — игуана (*Amblyrhynchus cristatus*) — интересна тем, что она населяет все острова. Однако это береговая ящерица, плавающая в море (единственный известный вид морской ящерицы) и питающаяся водорослями. Близкая к ней и, очевидно, родоначальная форма *Amblyrhynchus* (*Colonolophus*) *subcristatus* живет на суше. Южноамериканский род ящериц *Tropidurus* представлен на островах 8 эндемичными видами, живущими каждый на одном острове. Нелетающих млекопитающих и амфибий на островах не было. Однако имеется довольно много птиц американского происхождения, из которых особенно интересны дрозды-пересмешники эндемичного рода *Nesomimus*, состоящего из 11 видов, родственного материковому роду *Mimus*, и вьюрки рода *Geospiza* и близких родов, заключающих не менее 14 эндемичных видов с рядом подвидов. Видообразование этих форм явно связано с приобретением оседлости на отдельных островах.

На Азорских островах, удаленных на 1400 километров от ближайшего берега Португалии, сухопутных позвоночных не было вовсе. Имелись лишь 1 вид летучей мыши и различные птицы европейского происхождения. На Бермудских островах из наземных позвоночных имеются лишь 1 вид ящерицы, а также птицы и летучие мыши американского происхождения. На острове Св. Елены, удаленном на 1800 километров от берегов Африки, вполне сухопутных позвоночных не было вовсе; из материковых птиц имелся лишь один зуек африканского происхождения (морские птицы встречаются, конечно, на всех островах). На острове имеется 20 видов улиток (все они эндемичны) и 129 видов жуков, из которых 128 — эндемики. Интересно, что $^2/_3$ этих жуков — долгоносики, которые либо сами, либо их личинки живут на дереве или в дереве. Этот образ жизни, конечно, облегчает их случайный перенос морскими течениями и ветром на обломках деревьев. Улитки же могли быть занесены либо на таких же обломках, либо на лапах птиц.

На Гавайских островах, отстоящих на 3000 километров от ближайшего материка, имелись из сухопутных позвоночных лишь 2 эндемичные ящерицы и ряд эндемичных видов птиц (рис. 124). Интересно большое разнообразие улиток, из которых более 300 видов и до 100 подвидов относятся к одному лишь роду *Achatinella*. Это показывает, что все они произошли лишь от одной случайно занесенной формы, которая нашла на этих островах благоприятные условия существования и соответственно дала начало интенсивному видообразованию.

Во всех случаях фауна океанических островов составляется из форм, которые случайно заносятся на них по воздуху или по воде с материка или с другого острова. Она очень бедна сухопутными формами, за исключением лишь хорошо летающих. Амфибий совсем не бывает. Случайность заселения подчеркивается крайней ограниченностью группового разнообразия (незначительное число отрядов, семейств, родов), а благоприятные условия существования — богатством местных видов и подвидов.

Данные палеонтологии как непосредственные исторические документы

Вымершие фауны и флоры. Значение ископаемых остатков организмов как документов исторического прошлого земной коры понималось иногда даже древними греками, которые из факта нахождения остатков морских животных делали правильный вывод, что современная им суша была некогда дном моря. Ясно понимал значение ископаемых организмов как остатков живших когда-то существ и знаменитый Леонардо да Винчи. Однако это исключения. В общем, вплоть до начала прошлого века существование ископаемых остатков не имело научного объяснения — в них видели неудачные акты творения, «игру природы».

Лишь Бюффон начал проводить планомерное сравнение ископаемых форм с современными и стал рассматривать первые как остатки родоначальных организмов, от которых произошли современные формы. Ему были известны находки мамонтов и носорогов в Сибири, и он считал это свидетельством того, что в Сибири раньше был теплый климат. По мере охлаждения земли начиная с полюсов эти животные передвигались по направлению к экватору. Таким образом, по мнению Бюффона, современные слоны и носороги представляют собой измельчавших потомков ископаемых европейских и азиатских мамонтов и носорогов. Мы знаем теперь,

что это мнение было ошибочным, однако у Бюффона была правильная мысль об исторической преемственности ископаемых и современных форм.

Кювье, общепризнанный основатель палеонтологии, также видел в ископаемых остатках животных и растений представителей фаун и флор давно прошедших времен. Будучи, однако, креационистом, он не связывал современные формы с ископаемыми и считал каждый вид организмов результатом отдельного творческого акта. Ископаемые фауны и флоры являются, по Кювье, свидетельствами прошлого. Однако он не думал об их преобразованиях, а объяснял реально устанавливаемую геологией историческую смену фаун и флор катастрофами, уничтожавшими всю жизнь на известной территории. Кювье улавливал наличие резких качественных преобразований в смене последовательных фаун, но не замечал существования связи, переходов, которые в действительности перебрасывают мост между ними и документируют их преемственность. Это было установлено лишь в дальнейшем с увеличением количества известных ископаемых. Наряду с существованием некоторых форм, которые действительно полностью вымирают и не переходят в следующую эпоху, в любой фауне имеются многочисленные формы, переходящие с более или менее значительными изменениями, а иногда и почти неизменными, в более поздние геологические периоды. Современное население земной коры уходит своими истоками в прошлое и является результатом преобразования известной части ископаемой фауны и флоры предшествующей геологической эпохи.

Доказательство преемственности ископаемых фаун и флор современной палеонтологией — переход одних и тех же форм из одного горизонта в другой и постепенное их замещение близкими формами — получает свое рациональное объяснение только в эволюционной теории. Вытеснение одних форм другими, процветание в определенную эпоху одних организмов и вымирание других находят свое наиболее простое объяснение именно в теории естественного отбора Ч. Дарвина.

Геологическая последовательность нахождения ископаемых организмов. Уже начиная с Кювье в палеонтологии твердо установлен факт постепенного повышения организации животных и растений, постепенного приближения состава ископаемых фаун и флор к современным при переходе от древнейших геологических формаций к более поздним.

Из растений в кембрии достоверно известны лишь остатки водорослей. Первые сосудистые растения — псилофиты — появляются в силуре, но, по всей вероятности, они возникли раньше. В силурийских же отложениях найдены первые плауновые, а в среднем девоне — папоротникообразные. В начале каменноугольного периода возникают настоящие хвощовые и — несколько позднее — глоссоптеридии и хвойные. В мезозое развивается уже богатая флора папоротников, хвойных и саговниковых. Наконец, в мелу появляются покрытосемянные, которые в третичное время достигают бурного расцвета.

Для животных начальные звенья эволюции утеряны, так как они развивались быстрее, а древнейшие осадочные породы дошли до нас в слишком метаморфизированном виде. В кембрийских отложениях уже имеются представители почти всех типов животного царства, за исключением позвоночных (хордовых). Однако все ископаемые остатки этого времени относятся к низшим представителям беспозвоночных. Во всяком случае в кембрии еще не было специализированных иглокожих (кроме цистоидей) и насекомых, не было и головоногих моллюсков (кроме наутилид). Насекомые в виде примитивных прямокрылых появляются в девоне, жуки — в перми, мухи — в триасе, а бабочки — лишь в палеогене.

Интересна история возникновения представителей позвоночных как наиболее высоко стоящих животных, обладающих к тому же твердым

известковым скелетом, обеспечивающим относительно хорошую сохранность в ископаемом состоянии и дающим возможность судить с достаточной полнотой об их организации.

Низшие представители позвоночных — щитковые (Ostracodermi) — известны начиная с нижнего ордовика (рис. 36, 37). Настоящие рыбы появляются в верхнем силуре. В девоне имеются уже, кроме хрящевых рыб (эласмобранхий), также двоякодышащие и кистеперые рыбы. Хрящекостные рыбы (Chondrostei) известны с триаса. Костные ганоиды (Holostei) достигают господства в мезозое, в первой половине которого (в триасе) появляются настоящие костистые рыбы (Teleostei), достигающие полного расцвета в третичный период.

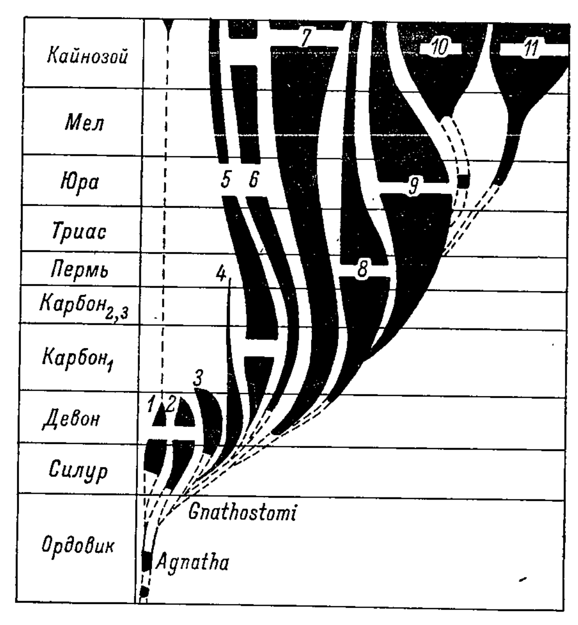


Рис. 36. Схема филогенетических отношений позвоночных.

1 — Monorhini; 2 — Diplorhini; 3 — Placodermi; 4 — Acanthodei; 5 — Holocephali; 6 — Elasmobranchii; 7 — Osteichthyes; 8 — Amphibia; 9 — Reptilia; 10 — Aves; 11 — Mammalia.

Наземные позвоночные в виде примитивнейших стегоцефалов возникли в верхнем девоне и достигли полного расцвета в каменноугольном периоде, в конце которого появились и рептилии, получившие исключительное развитие в мезозое. Остатки первоптицы найдены в юре, а настоящие птицы известны начиная с мела. Полного расцвета птицы достигли в третичный период. Млекопитающие возникли в виде примитивнейших представителей еще в триасе. В течение всего мезозоя они, однако, не занимали видного положения. Только с мела начинается их дифференциация, которая уже в третичное время привела к образованию всех современных (и ряда быстро вымерших) групп.

Рис. 37. Один из древнейших представителей ископаемых бесчелюстных позвоночных (*Thelodus*) ордовика.

Таким образом, палеонтологические остатки показывают с полной ясностью историческую последовательность возникновения различных позвоночных. Первыми появились низшие рыбы, затем амфибии, позднее рептилии и, наконец, птицы и млекопитающие как наиболее высокоорганизованные позвоночные.

Ископаемые промежуточные формы. Палеонтология рисует нам не только общую последовательность возникновения различных типов, классов и отрядов органического мира, она показывает во многих случаях и ясную связь между этими группами в виде некоторых промежуточных форм, которые иногда имеют несомненное значение реальных переходов.

Среди ископаемых растений особый интерес представляют небольшие древнейшие наземные растения — псилофиты (силур, девон), во многом

сходные еще с водорослями, но объединяющие в себе признаки различных сосудистых растений, а также первичные папоротники — Primophilices

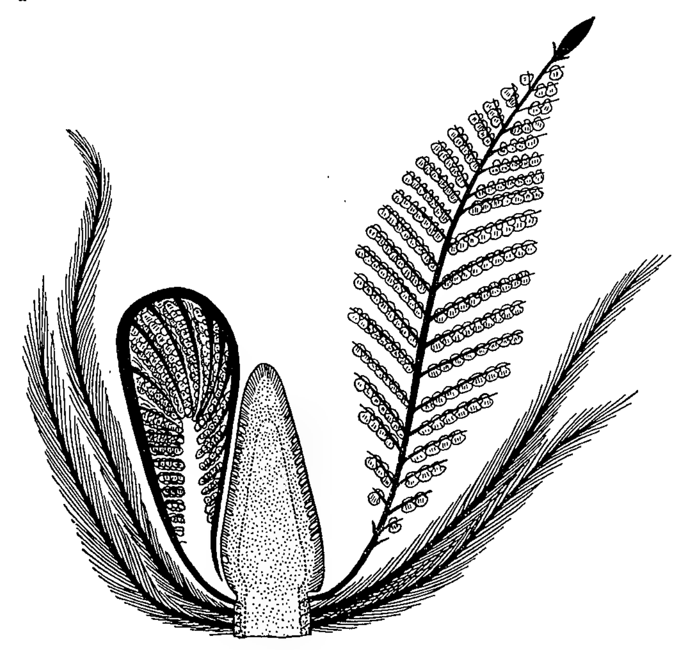


Рис. 38. Обоеполый цветок бенеттита *Cycadeoidea dacotensis* (мезозой). Схема продольного разреза по Уиланду.

(средний девон—ранняя пермь), напоминающие еще псилофитов. Значение подлинных переходных форм имеют и семенные папоротники (верхний девон) как формы, исходные для семенных растений, сохранившие,

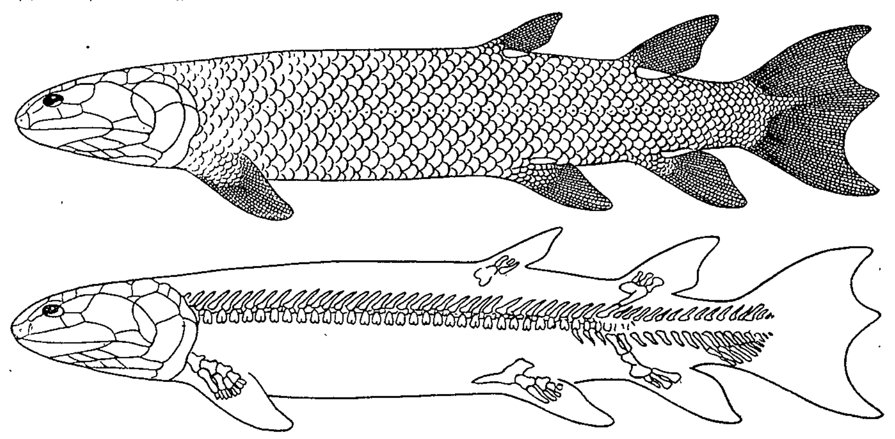


Рис. 39. Ископаемая кистеперая рыба *Eusthenopteron* (верхний девон). Представитель форм, переходных к наземным позвоночным.

однако, еще общий характер папоротникообразных. Интересны также различные бенеттиты (триас—мел) и саговниковые (предположительно от каменного угля и доныне) как формы, переходные к современным покрытосемянным (рис. 38).

Особый интерес представляют ископаемые остатки животных, позволяющие связать рыб с наземными позвоночными (рис. 39). Среди послед-

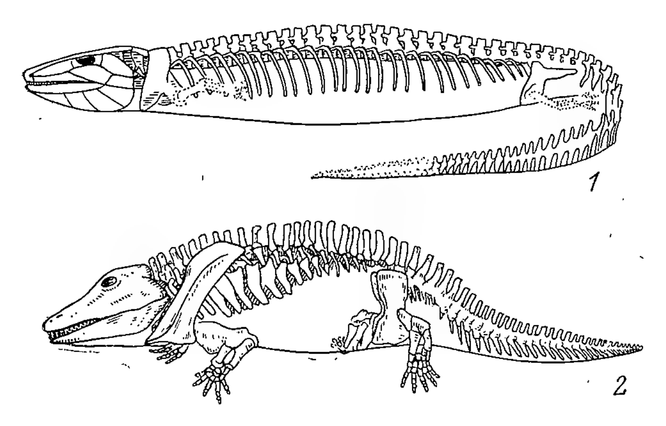


Рис. 40. Скелеты стегоцефалов.

1 — примитивный *Eogyrinus* (карбон); 2 — более специализированный *Eryops* (пермь).
Представители наиболее древних наземных позвоночных, сохранившие еще известные черты сходства с рыбами.

них в ископаемом состоянии известны формы, сохранившие ряд несомненных рыбьих признаков (рис. 40). У многих стегоцефалов имелся покров из костных чешуй, иногда на всем теле, как у рыб, или только на брюхе (брюшной панцирь, переходящий у рептилий в так называемые брюшные ребра). Черепная крышка была сплошной (стегальной), как и у хрящекостных, двоякодышащих и кистеперых рыб, и состояла из такого же большого числа костей, как и у последних. Среди этих костей можно отметить заднетеменные кости как характерные элементы черепа кистеперых и некоторых других рыб, с одной стороны, и стегоцефалов — с другой. Интересна и специфическая рыбья кость — парасфеноид, подстилающая череп снизу, имевшаяся не только у стегоцефалов, но перешедшая и к современным амфибиям. Внимания заслуживают и покровные кости плечевого пояса. Для рыб с костным скелетом, и в особенности для двоякодышащих и кистеперых, наиболее характерно присутствие двух костей— ключицы (clavicula) в брюшном и клейтрума (cleithrum) в спинном отделе пояса. Те же кости имелись и у стегоцефалов (рудимент клейтрума сохранился и у современных бесхвостых амфибий).

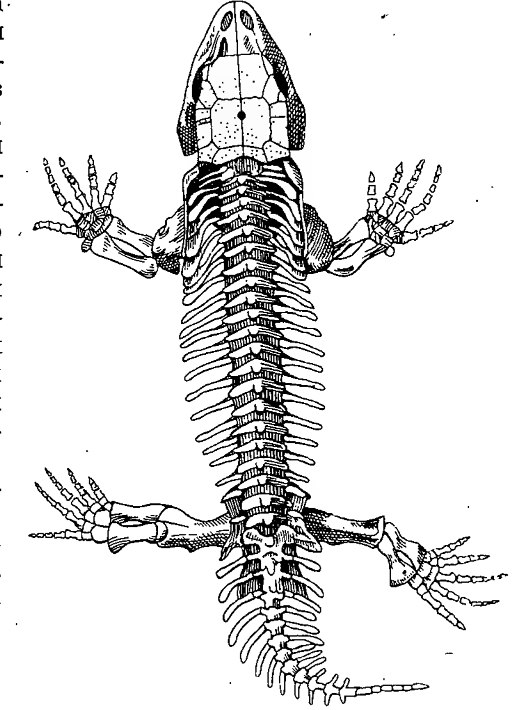


Рис. 41. Скелет примитивного котилозавра *Seymouria* (пермь), занимающего переходное положение между стегоцефалами и древнейшими рептилиями.

У наиболее примитивных девонских стегоцефалов (Ichthyostegidae) были и рудименты костей жаберной крышки (praeoperculum и suboperculum). Некоторые из стегоцефалов имели и остатки характерной для рыб связи между покровными костями плечевого пояса и крышей черепа (supracleithrale и posttemporale у *Eogyrinus*, рис. 40). Кроме того, органы боковой линии у Ichthyostegidae были заключены в замкнутые каналы, как у рыб, и имелся хвостовой плавник со скелетом рыбьего типа. С другой стороны, у некоторых ископаемых кистеперых рыб уже были хоаны, подобно хоанам амфибий, и парные плавники обладали скелетом, поразительно напоминающим скелет пятипалой конечности (рис. 39).

Хотя мы и не знаем всех промежуточных звеньев между рыбами и наземными позвоночными, все же и известные уже ископаемые формы находятся на пути такого перехода и с несомненностью доказывают его реальность.

Наиболее примитивные рептилии — котилозавры — были во многом еще близки к эмболомерным стегоцефалам (Anthracosauria). В частности, у них имелась также сплошная наружная крыша черепа. Особенно интересны пермские сеймурии (*Seymouria*, рис. 41). По крыше черепа они вообще неотличимы от стегоцефалов, к которым некоторые авторы их и относят. Однако по строению нёба и в особенности позвоночника их следует отнести к рептилиям. Несомненно, что они представляют собой вполне реальные промежуточные звенья между амфибиями и рептилиями. И в пределах самих рептилий известны интересные промежуточные формы. Таков, например, *Eunnotosaurus* — ящерообразная форма со спинным щитом из расширенных ребер, как бы прообраз черепахи. Известны остатки юрских первоптиц (*Archaeornis* и *Archaeopteryx*, рис. 42), имевших еще длинный хвост из 18—20 позвонков, подобно рептилиям, и обладавших несросшимися позвонками и свободными пальцами с когтями на передней конечности. Грудина была у них плоская, а в брюшной стенке лежали брюшные ребра, как у крокодилов. С другой стороны, тело было покрыто перьями и передние конечности служили крыльями, как и у птиц (хотя

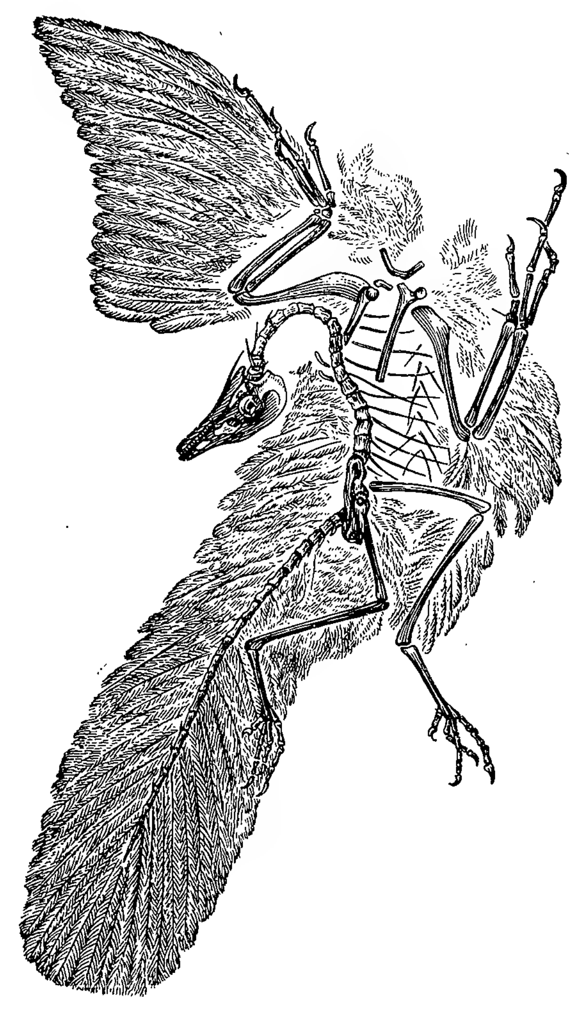
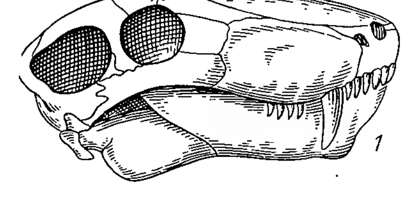


Рис. 42. Отпечаток первоптицы *Archaeopteryx siemensi* в литографском сланце (юра).

Обладает еще многими признаками рептилий.

и гораздо более слабыми). Это вполне реальные переходные формы от рептилий к птицам. Недостающие звенья этого перехода дополняются ископаемыми псевдозухиями, среди которых были лазавшие по деревьям формы, с черепами чрезвычайно похожими на птичьи. Эти формы дали начало, с одной стороны, крокодилам и динозаврам, с другой — птицам. История последних достаточно ясно прослеживается, несмотря на понятную неполноту геологической летописи.

Группа ископаемых звероподобных рептилий (Theromorpha) и в особенности найденные не так давно Ictidosauria связывают рептилий с млекопитающими (рис. 43, 44). Общее сходство формы черепа и его состава — с одной скуловой дугой, с двойным затылочным бугром, с длинным наружным слуховым проходом и высокой нижней челюстью, состоящей главным образом из большой зубной кости (dentale), со вторичным костным нёбом и т. д. — указывает на явное родство с млекопитающими. Аналогичная дифференцировка зубов и их однократная смена дополняют это сходство. Сходен и позвоночник, и в особенности конечности с их поясами. На лопатке развивался гребень, имелся хорошо выраженный локтевой отросток и то же число фаланг пальцев (2, 3, 3, 3, 3), как и у млекопитающих. Мы должны рассматривать эти формы как рептилий, в высшей степени приближающихся к млекопитающим. У Ictidosauria, по Р. Бруму (R. Broom), имелось даже двойное сочленение нижней челюсти с черепной коробкой. В таком случае мы имеем перед собой действительно вполне реальную переходную форму.



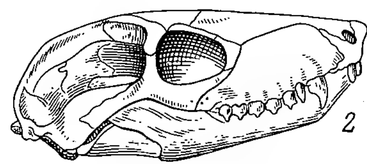


Рис. 43. Черепа звероподобных рептилий (Theromorpha).

1 — примитивный *Scymnognathus*; *2* — специализированный *Ictidopsis*. Формы, занимающие промежуточное положение между рептилиями и млекопитающими.

Известны промежуточные звенья и между отрядами и подотрядами млекопитающих.

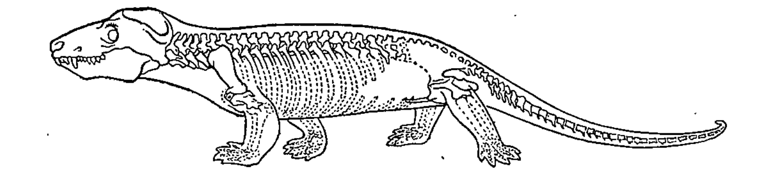


Рис. 44. Реставрация звероподобной рептилии *Cynognathus*.

Сходна с млекопитающими по внешнему виду и по способу передвижения (а также по строению скелета).

Существование таких форм доказывает наличие настоящих переходов от ископаемых, более примитивных форм к современным, выше организованным животным и показывает конкретную историю возникновения современных подразделений животного царства.

Ряды ископаемых предков современных форм. Во многих случаях остатки родственных ископаемых форм столь обильны, что позволяют воссоздать непрерывные ряды форм, которые при критическом подходе могут довольно верно отображать их действительную историю. В настоящее время известны довольно уже многочисленные генеалогические ряды

ископаемых организмов. Особенно хорошо изучены и очень интересны для нас млекопитающие, которые при относительно большой величине и хорошей сохранности скелетных остатков оказываются и наиболее доступными для исследования. Неплохо известна история хищных, кито-

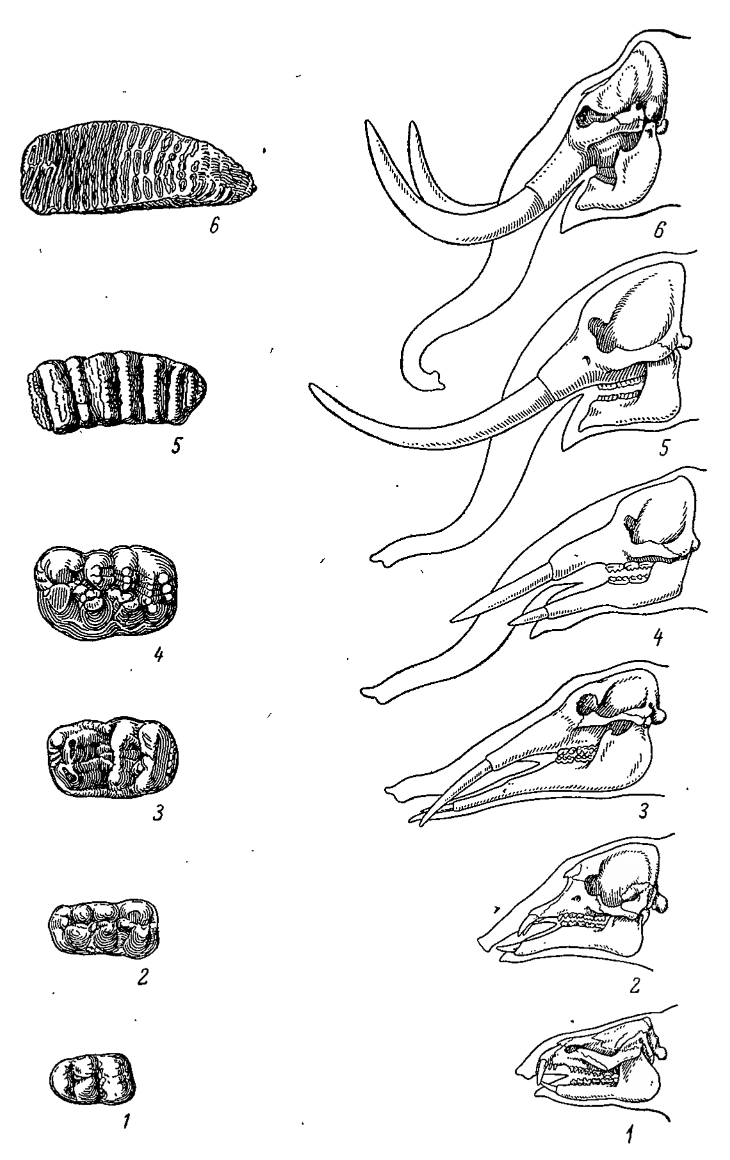


Рис. 45. Палеонтологический ряд хоботных (на рисунке представлены черепа с очертаниями головы и коренные зубы).

1 — Moeritherium (верхний эоцен); *2 — Phiomia* (нижний олигоцен); *3 — Gomotherium* (миоцен); *4 — Tetralophodon* (верхний миоцен); *5 — Stegodon* (плиоцен); *6 — Elephas* (плиоцен—голоцен).

образных и особенно различных ветвей копытных. Мы сошлемся на историю развития слонов начиная от эоценового меритерия (*Moeritherium*). Эта история демонстрирует нам постепенное увеличение размеров тела, развитие хобота и оригинальную специализацию зубной системы (рис. 45). Из резцов развивается лишь одна пара, которая у настоящих слонов

образует огромные верхние бивни. Из четырехбугорчатых коренных зубов развиваются шестибугорчатые и затем многобугорчатые зубы масто-

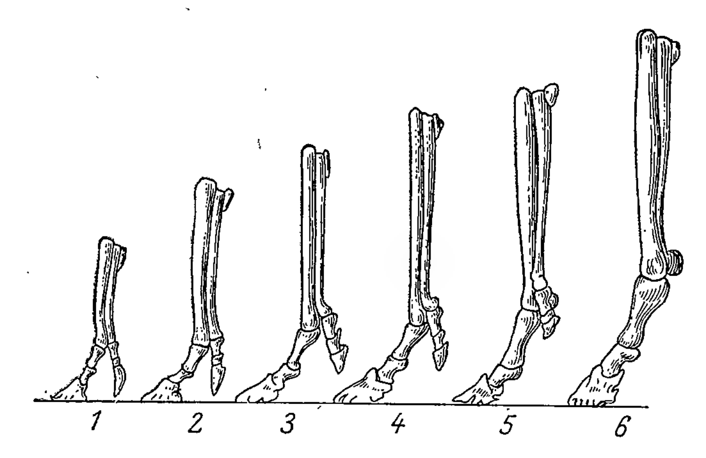


Рис. 46. Исторический ряд изменений строения передней конечности предков лошади.

1 — Mesohippus; 2 — Miohippus; 3 — Parahippus; 4 — Merychippus; 5 — Merychippus eohipparion; 6 — Pliohippus.

донтов и складчатые зубы настоящих слонов, у которых число складок достигает 27—29 (у мамонта и у современного индийского слона).

Еще полнее известна история лошади. От примитивных форм первых копытных (*Phenacodus*) прослежен полный ряд предков лошади, начинаю-

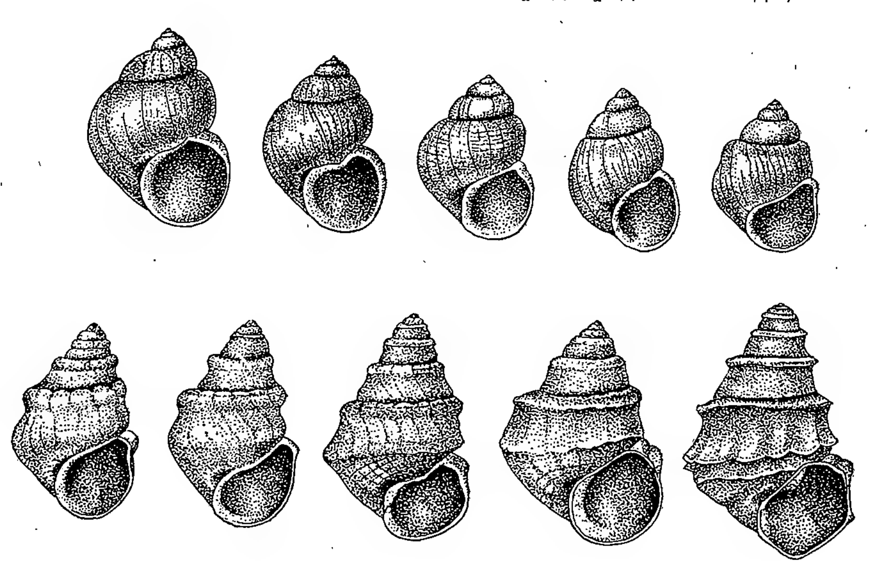


Рис. 47. Непрерывные ряды изменений раковины палюдин от *Viviparus neymayri* до *V. hoernesi* (плиоценовые отложения Славонии). (По Неймайру)

щийся от *Hyopsodus* и ведущий через *Eohippus*, *Orohippus*, *Mesohippus*, *Pliohippus*, или *Hipparion*, к современному роду *Equus*. Здесь перечислены лишь основные формы. Кроме того, известны еще другие промежуточные звенья и множество вымерших боковых ветвей. Во всем этом ряду проис-

ходило постепенное увеличение размеров тела, редукция боковых пальцев, редукция и прирастание локтевой кости к лучевой, редукция и прирастание малой берцовой к большой берцовой кости (рис. 46), постепенное увеличение коронки коренных зубов и усложнение их строения. Мы видим действительно весьма последовательный ход этих изменений, ведущих к современной однопалой лошади с призматическими коренными зубами сложноскладчатой структуры.

История современной лошади ясно прочитывается по подлинным документам.

Непосредственная последовательность ископаемых форм. Указанные нами ряды форм конструируются человеком на основе критической оценки многих данных; однако обычно их не находят непосредственно в последовательных слоях одних и тех же отложений.

Тем интереснее и важнее, что палеонтология дает нам иногда и совершенно непосредственные записи истории.

Еще М. Неймайр (M. Neymayr) описал последовательные изменения моллюсков палюдин (*Viviparus*) в плиоценовых отложениях Славонии (рис. 47), а также на острове Кос в Эгейском море. Эти изменения в структуре раковины, приобретающей ребристое строение, столь значительны, что конечные формы (*Viviparus hoernesi*) даже относили раньше к другому роду — *Tulotoma*. Они связываются с изменением солевого состава данного водоема.

Такое же значение имеет и обнаруженный Ф. Гильгендорфом (F. Hilgendorf) в миоценовых отложениях Штейнгейма (Вюртемберг) и уточненный Ф. Готшиком (F. Gottschick) ряд форм *Planorbis* (*Poecilospira*) *multiformis*. Здесь особенно интересно, что в одном водоеме развитие шло дивергентно по нескольким разным направлениям. Изменения формы раковины весьма значительны (переход от плоской раковины к башенкообразной, рис. 48) и в одной ветви оказались частично обратимыми. Эти изменения ставят в связь с изменением теплового режима вследствие временного прорыва вод из горячих известковых источников. Позднее известковые воды уступили место кремнекислым.





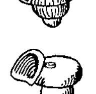







Рис. 48. Непрерывный ряд изменений раковины катушек *Planorbis multiformis* в последовательных напластованиях миоценовых отложений Штейнгейма.

Для нас особенно важно отметить, что изменения обнаруживались в последовательных пластах, образовавшихся путем осаждения в одном водоеме. Следовательно, это не сконструированные человеком, а непосредственно следующие друг за другом исторические ряды форм. Хорошие палеонтологические ряды форм были описаны для юрских аммонитов рода *Kosmoceras* (R. Brinkman). В этом случае были установлены в нескольких линиях переходы от одной расы к другой, дивергенция рас и переход в новые виды. Вряд ли возможны еще более объективные доказательства существования эволюции.

4. БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

Благодаря этой борьбе изменения, как бы они ни были незначительны и от какой бы причины ни зависели, если только они сколько-нибудь полезны для особей данного вида в их бесконечно сложных отношениях к другим органическим существам и физическим условиям жизни, будут способствовать сохранению этих особей и обычно унаследуются их потомством. Эти потомки будут в свою очередь иметь более шансов выжить, так как из многочисленных особей любого вида, периодически нарождающихся, остается в живых только незначительное число. Я назвал этот принцип, в силу которого каждое незначительное изменение, если только оно полезно, сохраняется, термином естественный отбор, для того чтобы указать этим на его отношение к отбору, применяемому человеком. Но выражение, часто употребляемое м-ром Гербертом Спенсером, — переживание наиболее приспособленного — более точно, а иногда и одинаково удобно.

Ч. Дарвин.

В основе дарвиновской теории лежит факт весьма интенсивной размножаемости организмов. Если бы для размножения не было преград, то увеличение численности любого вида живых существ шло бы в геометрической прогресссии. Это означает, что и медленно размножающиеся организмы очень быстро заняли бы всю поверхность земного шара. На самом деле этому размножению противостоят многочисленные препятствия, приводящие к огромной смертности, в особенности среди личинок и молоди. Эта смертность, как правило, возрастает с увеличением численности, однако это не значит, что размножение приводит к настоящему перенаселению, характеризуемому недостатком жизненных средств. Во многих случаях смертность определяется в основном врагами и паразитами, размножающимися параллельно увеличению численности тех организмов, которые служат им пищей. Таким образом, не только при наличии перенаселения, но и без него размножению любого вида организмов всегда противостоят всевозможные препятствия. Таковы неблагоприятные влияния физических факторов, истребление врагами и паразитами, болезни и голод. Организм встречает в этих факторах сопротивление не только увеличению своей численности, но и своему существованию. Только путем преодоления этого сопротивления данный вид может сохранить для себя и для своего потомства место в фауне или флоре данной территории. Именно эту форму активности организма в обеспечении своей жизни и жизни своего потомства Ч. Дарвин назвал борьбой за существование.

Термин «борьба», быть может, выбран не вполне удачно. Во всяком случае он дал повод к недоразумениям, так как многие видели в понятии Дарвина лишь прямую борьбу всех против всех. Между тем в дарвиновском понимании борьбы за существование речь идет лишь об известной активности организмов, направленной на поддержание своей жизни и на оставление потомства. Она выражается не столько в прямой борьбе, сколько в конкуренции или даже в пассивных формах соревнования. Впрочем, английский термин «struggle» и означает скорее «активность», «деятельность», чем «борьба». Дарвиновское понимание борьбы охватывает, в сущности, разнообразнейшие формы взаимодействия между организмом и окружающей его средой (средой в широком смысле, охватывающей не только всю неорганическую и органическую природу, но и других особей того же вида). Следовательно, в понимание борьбы входят и различные формы сотрудничества, как это ясно видно из примеров, приведенных Ч. Дарвином. Сам Дарвин никогда не давал определения своего термина, а ограничивался лишь описанием различных примеров и разъяснением смысла, вкладываемого в понятие борьбы за существование. Приводим пояснения, данные Ч. Дарвином.

«Термин „Борьба за существование“ в широком смысле этого слова. Я должен предупредить, что применяю этот термин в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависи-

мость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь одной особи, но и успех ее в оставлении после себя потомства. Про двух животных из рода *Canis* в период голода можно совершенно верно сказать, что они борются друг с другом за пищу и жизнь. Но и про растение на окраине пустыни также говорят, что оно ведет борьбу за жизнь против засухи, хотя правильнее было бы сказать, что оно зависит от влажности. Про растение, ежегодно производящее тысячу семян, из которых в среднем вызревает лишь одно, еще вернее можно сказать, что оно борется с растениями того же рода и других, уже покрывающими почву. Омела зависит от яблони и еще некоторых деревьев, но было бы натяжкой говорить о ее борьбе с ними потому только, что если слишком много этих паразитов вырастет на одном дереве, оно захиреет и погибнет. Но про несколько сеянок омелы, растущих на одной и той же ветви, можно совершенно верно сказать, что они ведут борьбу друг с другом. Так как омела рассеивается птицами, ее существование зависит от них и, выражаясь метафорически, можно сказать, что она борется с другими растениями, приносящими плоды, тем, что привлекает птиц пожирать ее плоды и, таким образом, разносить ее семена. Во всех этих значениях, нечувствительно переходящих одно в другое, я ради удобства прибегаю к общему термину „Борьба за существование"» (Дарвин).

Борьба за существование в широком понимании означает, следовательно, все проявления активности данного вида организмов, направленные на поддержание своей жизни, на размножение и поддержание жизни своего потомства. Эта борьба выражается не только в деятельности, связанной с обеспечением себя и своего потомства необходимыми жизненными средствами, но и в стремлении защитить себя и свое потомство от неблагоприятных физических влияний, от хищников и паразитов. Она включает и прямую борьбу, и косвенную (т. е. соревнование) как с представителями других видов, так и с другими особями того же вида.

Следствием всех этих форм борьбы за жизнь особей определенного вида организмов является, с одной стороны, известная смертность или ограничение размножения (элиминация) и, с другой стороны, некоторое соревнование особей (а также семей, колоний, популяций) данного вида в их борьбе за жизнь.

Как велика интенсивность размножения живых существ и как велика их истребляемость, видно из следующих примеров.

Форель откладывает ежегодно около 600 икринок на протяжении примерно 10 лет жизни, а всего около 6000 яиц. Если принять среднюю численность форелей постоянной, то от каждой пары родителей сохраняется в виде половозрелого потомства только одна пара. Следовательно, из 6000 зародышей форели гибнут на различных стадиях в среднем 5998, а выживают и оставляют потомство лишь 2 особи. Однако форель не принадлежит к числу особенно плодовитых рыб. Сельдь мечет по 40 000 икринок ежегодно в течение около десятка лет; карп — по 200 000 икринок в течение нескольких десятков лет; осетр — по 2 000 000 икринок в течение многих десятков лет. Треска откладывает по 10 миллионов, а морской налим около 60 миллионов яиц. Из этого почти астрономического количества особей выживают и оставляют в свою очередь потомство в среднем лишь 2 особи. Вся остальная масса гибнет, частью еще в виде яиц и зародышей, главным образом в виде мальков и молоди, частью же и во взрослом состоянии. Также весьма велика плодовитость большинства растений: пастушья сумка производит около 38 000 семян, энотера — около 118 000, полынь — около 1 миллиона семян.

Это удивительное расхождение между числом жизней зарождающихся и полностью осуществляемых является вполне объективным мерилом интенсивности борьбы за существование. Эта потенциально высокая интенсивность размножения еще более возрастает, если дополняется наличием быстрой смены поколений. Мясная муха производит около 20 000 личинок. Их рост продолжается 5 дней; стадия куколки длится еще 5—6 дней. Численность мух может, следовательно, в благоприятных условиях увеличиться в 2 недели не менее как в 10 000 раз. Потомство от одной пары полевой мыши может в течение двух лет достигнуть 14 000 особей. К. А. Тимирязев приводит расчет в отношении одуванчика. Если предположить, что одно растение производит лишь 100 семян, и допустить, что все потомство будет выживать и производить столько же семян, то через 10 лет количество особей этого растения потребовало бы для своего развития пространство, превышающее в 15 раз поверхность всей земной суши.

Однако и медленное размножение может привести к быстрому увеличению численности. Дарвин приводит пример слона, который размножается очень медленно. Если одна пара слонов в течение жизни дает только 3 пары слонят и они все выживут, то за 750 лет от одной пары слонов произошло бы потомство в 19 000 000 особей.

Это все теоретические расчеты. Но и в действительности если животное мало истребляется, то оно и при незначительной плодовитости может достигнуть огромной численности. Странствующий голубь (*Ectopistes migratorius*) откладывает лишь по 2 яйца. Однако в Северной Америке он составлял колонии невероятных размеров (в миллиарды особей), пока человек не взялся за истребление этой беззащитной птицы. Буревестник откладывает лишь 1 яйцо, однако это одна из самых обыкновенных морских птиц и его общая численность весьма велика.

Даже крупные млекопитающие размножаются в благоприятных условиях очень быстро. Колумб оставил на острове Сан-Доминго несколько голов рогатого скота. Спустя 27 лет на острове уже встречались стада по 4000—6000 голов одичавшего скота. В Южной Америке одичали и размножились завезенные туда из Европы рогатый скот и лошади. Они составляли огромные табуны. В Новой Зеландии одичали и размножились свиньи, приносившие огромный вред сельскому хозяйству, так что их пришлось истреблять. То же самое произошло в Австралии с кроликами. Во всех странах быстро размножился при косвенном содействии человека домашний воробей. Его размножение связано с увеличением числа лошадей; в настоящее время с введением автомобиля число воробьев в культурных странах, и особенно в городах, быстро уменьшается.

В особенности быстро идет иногда расселение и размножение сорных трав и животных — вредителей сельского хозяйства, попадающих в благоприятные условия на культивируемых человеком полях.

В Европе распространился ряд американских сорных трав. Еще в большей мере разрослись европейские сорняки в Америке. В окрестностях городов в Австралии распространены теперь сорные травы исключительно европейского происхождения, которые вытеснили там туземную растительность. В Европе в прошлом веке погибло большинство виноградников от завезенной из Америки филлоксеры. Наоборот, в Америке произвели в свое время невероятные опустошения завезенные из Европы насекомые-вредители, особенно гессенская муха (*Cecidomyia destructor*) и непарный шелкопряд (*Porthetria dispar*). Для последнего известна и точная дата его заноса. В 1868 г. любитель-натуралист Трувело случайно выпустил в одном из городов штата Массачусетс несколько гусениц непарного шелкопряда, привезенных им из Европы.

Быстро расселяются и водные организмы. Завезенная в 70-х годах из Америки элодея (*Elodea canadensis*) быстро разрослась в пресных водах всей Европы и в некоторых местах заглушила всю местную растительность. Некоторые речки до того заросли элодеей, что стали непроходимыми

для судов и их пришлось очищать от этих зарослей. У немцев элодея получила показательное название — «водяная чума» (Wasserpest).

Несмотря на эту способность организмов к быстрому размножению, фактически ему всегда довольно скоро кладется предел.

Редко естественный предел размножения определяется ограниченностью пищевого материала. Остров Св. Елены при его открытии был покрыт густым лесом, но в течение 200 лет ввезенные туда козы и свиньи превратили его поверхность в пустыню, так как они поедали всю поросль, и для старых деревьев не было смены. Обычно размножение ограничивается другими факторами — хищниками, паразитами, эпизоотиями, или — для более защищенных форм — климатическими факторами (зимний холод и голод). «Количество пищи, необходимое для каждого вида, конечно, определяет крайний предел его размножения; но очень часто средняя численность вида зависит не от добывания им пищи, а от того, что он служит добычей другим животным». Дарвин ссылается при этом на истребляемость куропаток, тетеревов и зайцев хищниками. «Климат играет важную роль в определении средней численности видов, и периоды очень низкой температуры или засухи, по-видимому, самая действительная из препон для размножения» (Дарвин).

Невероятно быстрое размножение растений или животных, занесенных в другие страны (если климатические условия для них благоприятны и имеется подходящий пищевой материал в достаточном количестве), объясняется тем, что здесь, в новой для них стране, нет тех врагов, которые ограничивали их размножение на родине. Рано или поздно происходит, однако, приспособление и размножение новых врагов, начинающих привыкать к новому роду пищи и истреблять размножившихся пришельцев.

Основными факторами, ограничивающими размножение большинства растений и животных, и являются биотические факторы — хищники, паразиты, болезни и особенно активные конкуренты. Лишь на втором месте мы поставим физические факторы, приобретающие более серьезное значение в пустынях и полярных странах. В странах с умеренным климатом известное значение имеет зимний холод и голод.

Для насекомых фактором, ограничивающим размножение, являются главным образом птицы, хищные жуки и мухи, в особенности наездники и другие паразиты (в том числе патогенные бактерии и грибы); кроме того, известное значение имеют и климатические факторы (холод, осадки, засухи). Для растений большое значение имеют зимние морозы, весенние заморозки, засухи, растительноядные животные, а также болезни и активные конкуренты (борьба растений за свет).

При случайно благоприятных условиях размножения известного года плодовитые животные, например некоторые насекомые, увеличиваются в своей численности с необычайной скоростью. Происходят вспышки массового размножения, известные для многих вредителей сельского хозяйства (для непарного шелкопряда, для соснового шелкопряда и шелкопряда-монашенки, для озимой совки, лугового мотылька, свекловичного долгоносика, для клопа — вредной черепашки и т. п.). Вслед за такой вспышкой идет, однако, размножение врагов этих насекомых — птиц и особенно паразитирующих мух и наездников, получающих обильный корм и благоприятные условия для развития потомства. Вскоре наступает такое «перепроизводство» хищников и паразитов, что они быстро приводят к почти полному истреблению размножившихся насекомых. Уничтожение своей пищи ведет, однако, затем к голодовке и гибели самих хищников. Резкое падение численности хищников и паразитов создает тем самым условия для возможности новой вспышки массового размножения. Отсюда периодические колебания численности — «волны жизни», ясно устанавливаемые для многих животных с высокой интенсивностью размножения. И для растительных организмов известны интенсивные вспышки массового размножения. Таково, например, хорошо нам знакомое явление «цветения» воды. Виды, менее плодовитые и обладающие большей длительностью жизни, не дают таких ясных колебаний. Все же сходные картины наблюдаются, например, в колебаниях численности и в соотношении между числом зайцев и числом лисиц, которые за ними охотятся.

Все эти факты показывают действительное наличие борьбы за существование, даже и в тех случаях, когда нет и речи о недостатке в жизненных средствах.

Изучение этой борьбы экологами привело к известному учению о равновесии, которое предполагает, что всякое нарушение существующих отношений приводит в действие силы, стремящиеся восстановить это равновесие. Это учение отражает, конечно, лишь положение данного момента и не выражает динамики исторического его изменения. Между тем не трудно показать, что в результате борьбы за существование происходит в самом деле смещение предполагаемой точки равновесия, происходит длительное и коренное изменение соотношений, связанное с исчезновением одних форм и возникновением других, с вытеснением одних видов и распространением других.

Эта историческая динамика численности органических форм может быть показана на многих конкретных примерах.

Древнейшие, доисторические леса Дании состояли из осины и березы. Страна поднималась, климат становился суше и мягче, и преобладание получила сосна. Как показывают остатки, сохранившиеся в торфяниках, сосна была затем вытеснена дубом. Но уже во времена римлян преобладающим деревом в Дании был, как и в настоящее время, бук.

И на животных можно наблюдать такое вытеснение одних форм другими, и не только по ископаемым остаткам, но и по данным ближайшего исторического времени. Серая крыса (*Rattus norvegicus*) повсеместно вытесняет черную крысу (*R. rattus*), которая не так давно одна населяла всю Европу. Лесная мышь (*Mus sylvaticus*) кое-где проникает в дома и вытесняет домашнюю. Заяц-беляк (*Lepus timidus*) во многих местах вытесняется обыкновенным русаком (*L. europeus*). Восточный большой рак (*Astacus fluviatilis*) распространяется на запад и вытесняет в Европе меньшего европейского рака (*A. leptodactylus*). Рыжий таракан — пруссак (*Blatella germanica*) — постепенно вытесняет большого черного таракана (*Blatta orientalis*), который раньше безраздельно господствовал в России. Европейский воробей вытеснил в Америке местных вьюрков.

Во всех этих случаях виден непосредственный результат борьбы за существование между двумя различными видами. И вместе с тем виден и характер тех взаимоотношений, которые Дарвин назвал борьбой за существование. Ведь дело здесь не в том, что прусак прямо борется и побеждает черного таракана и точно так же заяц-русак не борется в прямом смысле слова с беляком.

Дарвин условно употреблял выражение «борьба за существование» для обозначения всех тех сложных взаимоотношений между организмом и средой, которые выражаются в конце концов в двух противоречивых тенденциях: в стремлении организма к безграничному размножению и в постоянных противодействиях этому размножению со стороны внешней среды.

Дарвин рассматривает исключительно «сложные соотношения между всеми животными и растениями в борьбе за существование» и приходит к выводу, что «борьба за жизнь особенно упорна между особями и разновидностями того же вида». Значение движущего фактора в эволюции имеет именно борьба особей, принадлежащих к одному и тому же виду.

При этом совершенно ясно выступают два основных выражения этой борьбы.

1. Столкновение особей данного вида с врагами и вредными влияниями, а также трудности в добывании средств к жизни и для размножения приводят к известному его угнетению (рис. 49) и к повышенной смертности. Вслед за А. К. Тимирязевым и Л. Морганом (L. Morgan) можно эту сторону дарвиновской борьбы за существование обозначить термином «элиминация», т. е. устранение от жизни и от размножения.

2. Ограниченность условий, необходимых для жизни и размножения, приводит особей данного вида к соревнованию в добывании средств к жизни (активная конкуренция) и к соревнованию (пассивному) в средствах защиты своей жизни и жизни потомства.

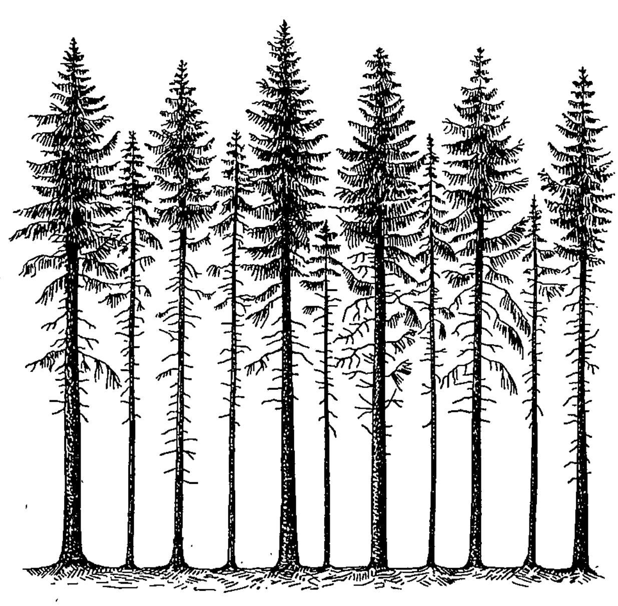


Рис. 49. Угнетение роста деревьев в лесу

В примерах, приводимых Дарвином для пояснения его понимания борьбы за существование, всегда одинаково выражены эти обе стороны — наличие соревнования и элиминации. Если лисицы истребляют зайцев, то борьба за существование в дарвиновском смысле происходит не между лисицами и зайцами, а между лисицами, с одной стороны, и между зайцами — с другой. Лисицы активно соревнуются между собой в ловле зайцев. Ограниченность числа зайцев, так же как и другие факторы, приводят к элиминации лисиц, в результате которой выживают лишь наиболее сильные и преуспевающие особи. Зайцы также соревнуются между собой (пассивно) в средствах защиты от лисиц (окраской, инстинктами, бегом). Истребление лисицами и действие других неблагоприятных факторов приводит к элиминации зайцев, в результате которой выживают лишь наиболее защищенные зайцы. Наряду с этим имеется и активное соревнование в добывании жизненных средств, но в данном случае оно не играет большой роли.

Как видно, борьба за существование, лежащая в основе соревнования и элиминации, сама по себе не ведет еще к естественному отбору. Только в тех случаях, когда отдельные особи различаются по своим качествам (а это — общее правило для всех природных популяций) и оказываются в данной обстановке неодинаково активными, выносливыми или защищенными, элиминация становится избирательной. Она выражается тогда в преимущественной гибели или устранении от размножения менее приспособленных особей. В этом случае во внутривидовом соревновании побеждают, т. е. переживают и оставляют потомство, в среднем более приспособленные особи, которые лучше добывают себе пищу, полнее ее используют, успешнее защищаются или скрываются от врагов или избегают вредных физических влияний. Для обозначения этого переживания более приспособленных особей Дарвин и применяет термин «естественный отбор».

Естественный отбор есть, следовательно, результат внутривидового соревнования разнородных особей данного вида в одинаковых условиях их борьбы за существование.

Термин «естественный отбор» принят по аналогии с искусственным отбором, практикуемым человеком при выведении новых пород животных и сортов растений.

Аналогия в данном случае не означает отождествления. Высшие формы искусственного отбора явно отличны от естественного. Человек выбирает подходящие ему особи для размножения. При естественном отборе факторы среды уничтожают менее приспособленные особи и устраняют их от размножения. Принцип действия как будто прямо противоположный — в первом случае сохранение положительных особей, во втором — уничтожение отрицательных. Однако примитивные формы искусственного отбора в этом отношении приближаются к естественному. Первобытный человек во всяком случае не производил подбора пар, а просто уничтожал менее ценных животных. Различия здесь в значительной мере сглаживаются. В начальных фазах своего возникновения искусственный отбор принципиально не отличен от естественного.

Доказательства эффективности естественного отбора

Можно ли доказать, что смертность, связанная с соревнованием особей одного вида за сохранение жизни, за жизненные средства и за размножение, т. е. элиминация, имеет действительно избирательный характер и ведет, следовательно, к естественному отбору наиболее в данных условиях защищенных, вооруженных и вообще приспособленных особей?

Дарвин подчеркивает как доказательство правильности своей теории факт приспособленности организма именно к той обстановке, в которой он живет. Хотя, как мы увидим далее, только теория естественного отбора дает удовлетворительное объяснение этой приспособленности, нужно особо отметить существование большой категории приспособлений, являющихся в роли средств пассивной защиты, которые объяснимы именно только с точки зрения теории естественного отбора. Поэтому именно эти приспособления имеют значение весьма убедительных, хотя и косвенных, доказательств существования естественного отбора.

Покровительственная, или скрывающая (криптическая), окраска. Под покровительственной окраской понимают сходство организма по окраске и форме с окружающей средой, благодаря которому он в ней теряется, становится трудно различимым (рис. 50). Скрывающая окраска служит обыкновенно средством защиты от хищников. Однако она нередко наблюдается и у самих хищников, позволяя им подстерегать или незаметно подкрадываться к добыче. Покровительственная окраска, рисунок и форма представляют широко распространенное явление, касающееся как взрослого животного, так и любой стадии его развития.

Окраска яиц. Яйца морских животных, особенно планктонные, обычно прозрачны. Иногда прозрачны и яйца пресноводных живот-

ных (яйца моллюсков *Limnaea*, *Planorbis* и др.). Яйца насекомых, откладываемые на кору деревьев и кустарников, светло-серые или сероватобурые, откладываемые на стеблях и листьях — часто зеленые. Яйца птиц, откладываемые на песок или землю и насиживаемые лишь после достижения полной кладки (каковы яйца ржанок, чибисов, чаек и крачек), серые и бурые с пятнышками, сходные по окраске с окружающей почвой.

В тех же случаях, когда яйца недоступны для хищника, они обычно лишены окраски. Так, у рептилий, зарывающих яйца в землю, они белые. У птиц, строящих закрытые гнезда или гнездящихся в дуплах деревьев или, наконец, сразу насиживающих, яйца также часто белые.

Окраска личинок. Огромное большинство личинок морских животных более или менее прозрачны и потому в воде весьма мало заметны.



Рис. 50. Белая куропатка на снегу.

Реже это относится к пресноводным животным (например, личинка комара *Corethra*), что, очевидно, связано с тем, что и сами пресные воды менее прозрачны. Гусеницы бабочек часто зеленые, под цвет листьев, или темные, под цвет коры или земли. Куколки бабочек обычно серые, бурые, под цвет коры или земли.

Окраска взрослых животных. И среди взрослых морских животных имеются многие прозрачные формы в составе планктона. Таковы медузы, ктенофоры, сальпы и боченочники, многие черви и рачки. У пресноводных форм это бывает реже (ветвистоусые рачки: *Sida crystallina*, *Leptodora hyalina*, *Holopedium*, отчасти *Bythotrephes*, коловратка *Asplanchna*).

Нектонные рыбы имеют часто серебристое брюхо и буровато-зеленоватую спину. В этом случае рыба малозаметна сверху, на фоне морской воды, а также малозаметна снизу, на фоне серебрящейся (вследствие полного внутреннего отражения лучей света) поверхности воды. Донные рыбы часто окрашены под цвет песчаного дна (скаты и камбалы). При этом камбалы обладают еще и способностью менять окраску, настраивая ее под цвет окружающего фона. Рыбы, держащиеся в водорослях, имеют часто соответствующую зеленую, красную или бурую окраску (морские иглы). Среди пестрых скал и камней держатся такие же пестрые рыбы (скорпена),

однако наибольшей яркости достигают рыбы, живущие в зоне ярко окрашенных коралловых рифов.

На суше, в зеленой растительности, держатся многие зеленые насекомые — большой зеленый кузнечик (*Tettigonia viridissima*), зеленые

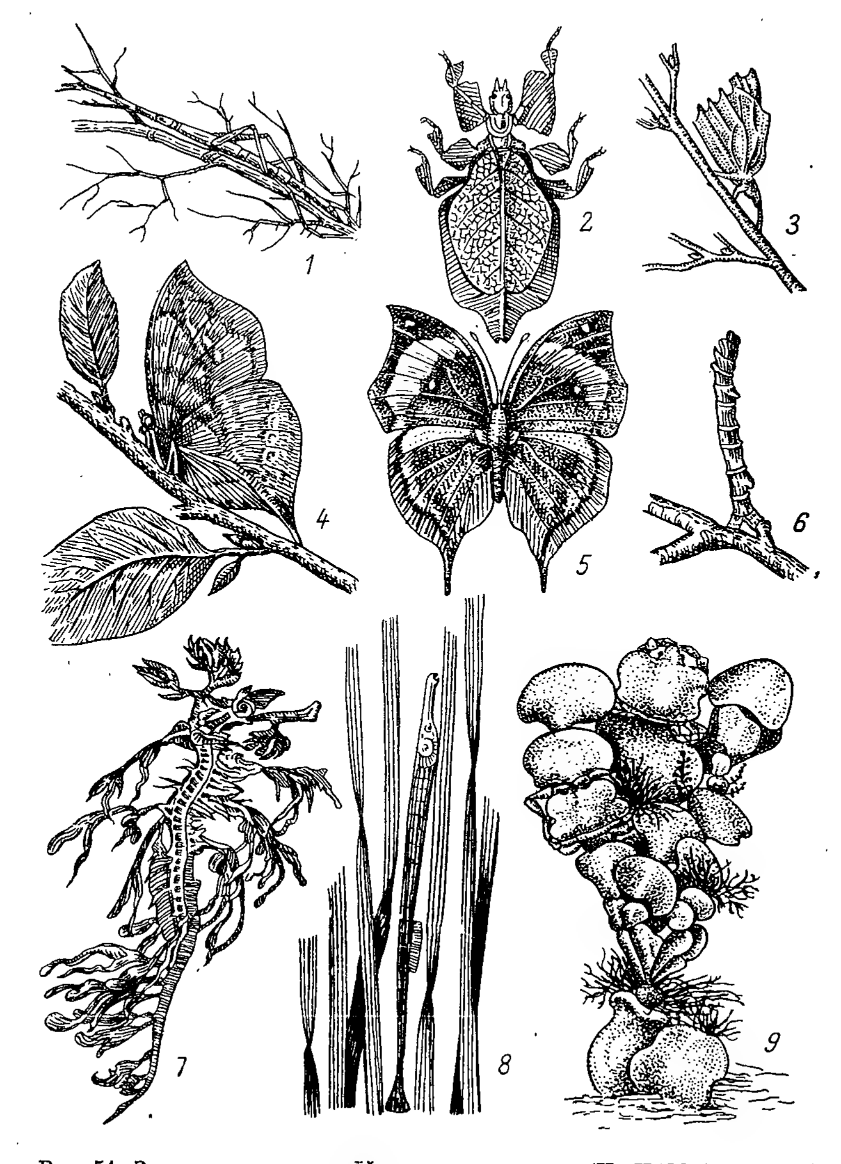


Рис. 51. Защитная окраска и форма у животных. (Из И. М. Полякова).

1 — палочник *Bacillus rossii*; *2* — блуждающий лист (*Phyllium siccifolium*); *3* — бабочка *Libythea celtis*; *4* — бабочка *Kallima inachis* со сложенными крыльями; *5* — она же с расправленными крыльями; *6* — гусеница сливовой пяденицы (*Angerona prunaria*); *7* — морской конек-тряпичник *Phyllopterus eques*; *8* — игла-рыба (*Syngnathus*) в зарослях морской травы; *9* — краб *Hyenia* на водорослях (слева и сверху).

клопы, мухи, орехотворки, зеленые богомолы (*Mantis religiosa*), стрекозы, а также зеленые лягушки (квакша), ящерицы, древесные змеи. Много зеленых рептилий и в особенности птиц в тропиках, где зеленый цвет дает хорошую защиту в течение всего года. В странах умеренного климата с их длинной зимой птицы чаще имеют серо-бурую окраску под цвет коры

деревьев, на которых они в основном держатся. При наличии полового диморфизма самка у птиц имеет обыкновенно более скромный наряд. Особенно часто выражена защитная окраска у самок птиц, насиживающих яйца в открытых гнездах. В этом случае обыкновенно самка имеет незаметную серую окраску. Ночные животные — птицы и млекопитающие имеют также малозаметную как днем (на деревьях, на скалах), так и ночью серую окраску (совы, козодои, летучие мыши, крысы, мыши).

Животные пустынь имеют часто песочно-желтую или желто-бурую окраску. Эта окраска свойственна почти всем их представителям, так как в пустынях за отсутствием каких-либо укрытий все животные находятся на виду. Поэтому здесь однотонную скрывающую окраску имеют не только насекомые (саранча) и мелкие ящерицы и птицы, но и крупные ящерицы (варан), ядовитые змеи (гадюки, кобры) и почти все млекопитающие, как мелкие грызуны и хищники, так и крупные копытные (антилопы, верблюд) и хищники (лев). У животных полярных стран часто встречается белая окраска (рис. 50), скрывающая животное на фоне снега (белый медведь, полярный заяц). Нередко при этом наблюдается сезонный диморфизм, так что животное надевает белый наряд только на зиму (заяц-беляк, песец, горностай, полярная сова, белая куропатка).

Рис. 52. Гусеницы Satyridae.

Продольные полосы делают зеленых гусениц, живущих в траве, незаметными.



Рис. 53. Гусеница глазчатого бражника (*Smerinthus ocellatus*). (Из Котта).

Косые полосы придают гусеницам, питающимся листьями кустарников, сходство со свернутым листом.

П о к р о в и т е л ь с т в е н н ы е, или с к р ы в а ю щ и е, р и с у н о к и ф о р м а. Общая окраска животного под цвет окружающей среды иногда дополняется рисунком, увеличивающим это сходство, или формой, напоминающей неодушевленные или растительные объекты этой среды (рис. 51). Так, уже в характеристике простой скрывающей окраски мы упоминали о подражании цвету почвы или коры деревьев. Это сходство в окраске обычно дополняется рисунком в виде крапинок, линий, напоминающих зернышки почвы или трещинки в коре.

Зеленые гусеницы бабочек имеют иногда (у белянок) продольные полоски, делающие их еще менее заметными на траве (рис. 52), или они обладают косыми поперечными полосками (бражники) и держатся на

деревьях и кустарниках; такие гусеницы напоминают свернутый лист с его жилками на изнанке (рис. 53).

Крылья бабочек имеют часто различную окраску сверху и снизу. Интересно отметить, что у дневных бабочек, складывающих свои крылья вверх, скрывающая окраска бывает всегда на нижней стороне, которая только и видна, когда бабочка находится в состоянии покоя (рис. 54). Еще интереснее, что эта окраска имеется часто не на всей нижней поверхности, а именно на нижней стороне заднего крыла и на той части переднего крыла, которая у сидящей бабочки не прикрывается задним крылом. Одним словом, покровительственно окрашены только те поверхности, которые действительно видны, когда бабочка покойно сидит. Чаще всего эта поверхность крыльев окрашена под цвет коры деревьев и обладает рисунком, напоминающим кору или лишайники на этой коре. У ночных бабочек, которые не поднимают крыльев, а в состоянии покоя как бы прижимают их к субстрату, покрывая задние крылья передними, скрывающая окраска и рисунок имеются на верхней поверхности передних крыльев (рис. 55). Задние крылья бывают белыми или ярко окрашенными (бражники, орденские ленты *Catocala*). Яркая окраска крыльев у орденских лент хорошо видна на лету. Однако, когда потревоженная бабочка, проделав в воздухе несколько зигзагов, садится на ствол дерева и складывает крылья, она мгновенно «исчезает». Рисунок, имитирующий кору или лишайники, оказывается иногда определенно ориентированным. Бабочка садится соответственно этому прямо вертикально или боком на ствол дерева и в этом положении становится незаметной. Иногда, кроме окраски и рисунка, и общая форма тела приобретает сходство с известными объектами внешней среды (подражательное сходство). Ночница *Xylina* (рис. 55) напоминает кусочек гнилого дерева. Известны жуки, напоминающие лишайники (рис. 56); цикады, сходные с шипами тех кустарников, на которых они держатся (рис. 57).



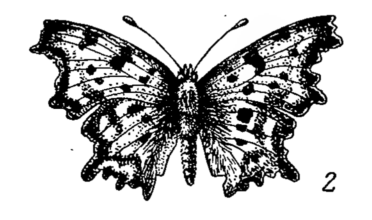


Рис. 54. Распределение защитной окраски у дневной бабочки *Polygonia C-album* по нижней поверхности крыльев в тех частях, которые видны при состоянии покоя. (По Ламперту).

1 — сидящая бабочка со сложенными крыльями; *2* — та же бабочка с расправленными крыльями.

Шелкопряд *Notodonta camelina* напоминает сморщенный сухой лист. Сходство с листьями у насекомых вообще очень распространено. В этом случае оправдывается указанное ранее правило. У дневных бабочек, какова известная каллима (рис. 51), верхняя сторона крыльев яркая — синяя с оранжевой или светло-голубой полоской, а нижняя сторона — сероватая, желтоватая, красно-бурая и иногда зеленоватая с ярко выраженным рисунком, напоминающим лист с его жилками и даже черешком.

Бабочка садится на веточку в соответствующей ориентировке и тогда поразительно напоминает высохший лист.

Известны и другие бабочки, хорошо имитирующие лист (*Anaea polyxo*, *Coerois chorinaeus*). У ночных бабочек рисунок листа бывает на верхней стороне передних крыльев, а задние крылья могут быть яркими (*Miniodes ornata*) (рис. 58).

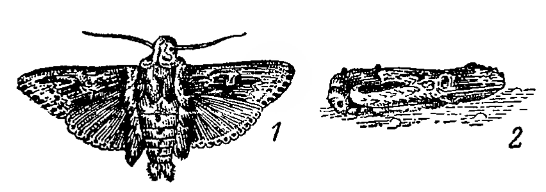


Рис. 55. Распределение защитной окраски у ночной бабочки *Xylina vetusta*.

1 — бабочка с расправленными крыльями; защитная окраска ограничена только верхней поверхностью передних крыльев; *2* — та же бабочка в состоянии покоя: передние крылья покрывают задние, и животное сливается с окружающим фоном.

Напоминают лист и некоторые тропические прямокрылые (рис. 59). — *Cycloptera*, *Chitoniscus*. Особенно известен «блуждающий лист» (*Phyllium siccifolium*), у которого и конечности листообразны (рис. 51).

Замечательно похожи на небольшую бурую или зеленую веточку насекомые-палочники (*Acanthoderus* и др.), а *Ceraxylus laceratus* напоминает палочку, обросшую мхом. Гусеницы пядениц похожи на зеленые или бурые веточки и принимают позы, еще увеличивающие это сходство. Некоторые жуки и пауки напоминают птичий помет. Во всех этих случаях инстинкты заставляют насекомое при всякой опасности принимать соответствующую позу, делающую его действительно совершенно незаметным.

И для позвоночных можно указать примеры скрывающего рисунка и формы.



Рис. 56. Мадагаскарский жук-лишайник (*Lithinus nigricristatus*).

Слева — жук на ветке, обросшей лишайником; *справа* — изолированная особь.

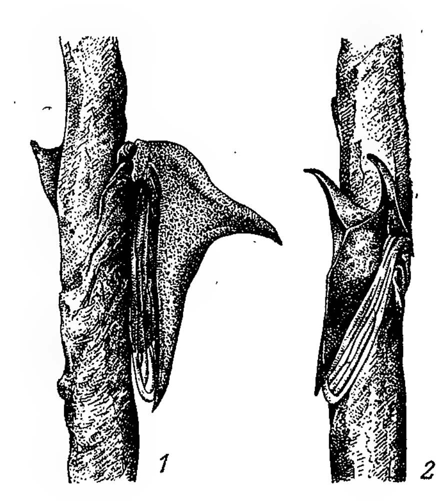


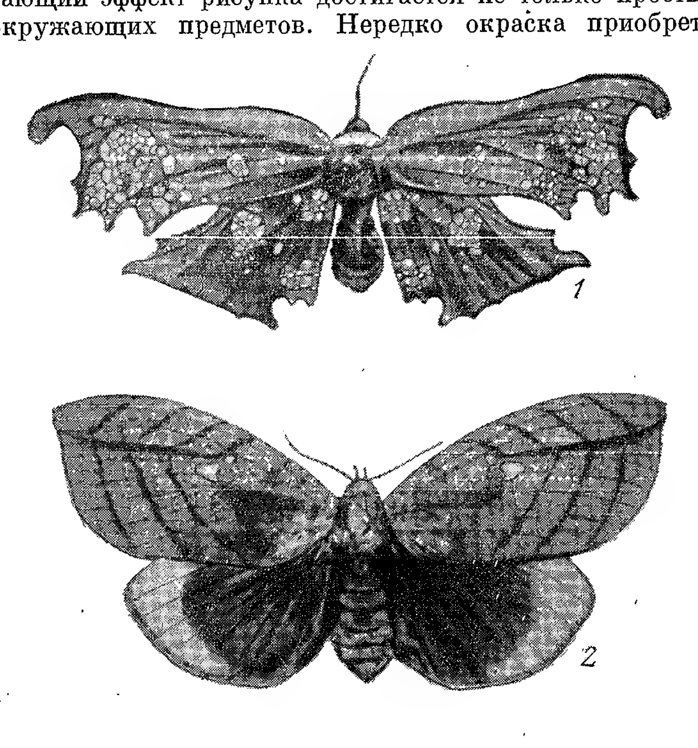
Рис. 57. Бразильские цикады, живущие на колючих кустарниках. (Из Гессе и Дофлейна).

1 — *Umbolia pyramidalis*; *2* — *Hemiptera punctata*.

Мы уже упоминали об игле-рыбе, которая при своей удлиненной форме малозаметна среди зарослей морской травы (рис. 51). Известен вид морского конька-тряпичника, обладающего придатками, напоминающими красные водоросли(*Phyllopterus eques*; рис. 51). Многие гекконы обладают хорошо выраженной скрывающей окраской и рисунком под кору деревьев. Ящерица *Moloch horridus* покрыта колючками и держится в колючих

кустарниках Австралии. Поперечные полосы на шкуре тигра также прекрасно скрывают его в зарослях бамбука или камыша.

Скрывающий эффект рисунка достигается не только простым копированием окружающих предметов. Нередко окраска приобретает такой



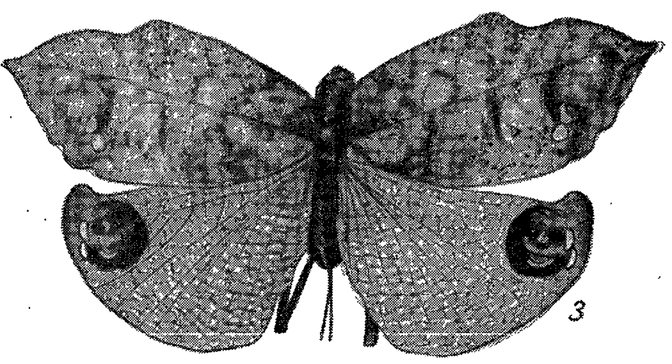


Рис 58. Листоподражание у ночных бабочек. (Из Котта).

1 — *Draconia rusina*; *2* — *Miniodes ornata*; *3* — *Tanusia corrypta*. Листообразная форма, рисунок и окраска распространяются лишь на передние крылья в тех случаях, когда бабочка в состоянии покоя прикрывает ими задние крылья. Сходство дополняется иногда вырезками по краям и прозрачными пятнами, имитирующими повреждения, причиненные гусеницами.

характер, что скрывает общую форму организма или как бы разбивает его на части и делает целое неуловимым.

Уничтожение рельефа достигается таким распределением окраски, которое противодействует естественным затенениям. Так, например, у птиц и у млекопитающих брюшная поверхность тела, которая естественно затенена, обладает более светлой окраской, чем спина, которая максимально освещается. В результате тени совершенно скрадываются, и тело животного с известного расстояния кажется плоским, т. е. совер-

шенно сливается с почвой. Такое уничтожение рельефа при помощи обратного затенения окраски представляет в высшей степени распространенное явление, особенно заметное у многих гусениц (рис. 53) и у большинства позвоночных (принцип Тайера).

Соответствующими затенениями достигается нередко не только видимое уничтожение естественного рельефа, но создается и впечатление нового — ложного рельефа, дополняющего эффективность подражательного рисунка и формы. Так, на крыльях многих бабочек, обладающих окраской и рисунком, напоминающими кору деревьев, имитируется и рельеф коры с ее трещинами и нередко наросшими сверху лишайниками.

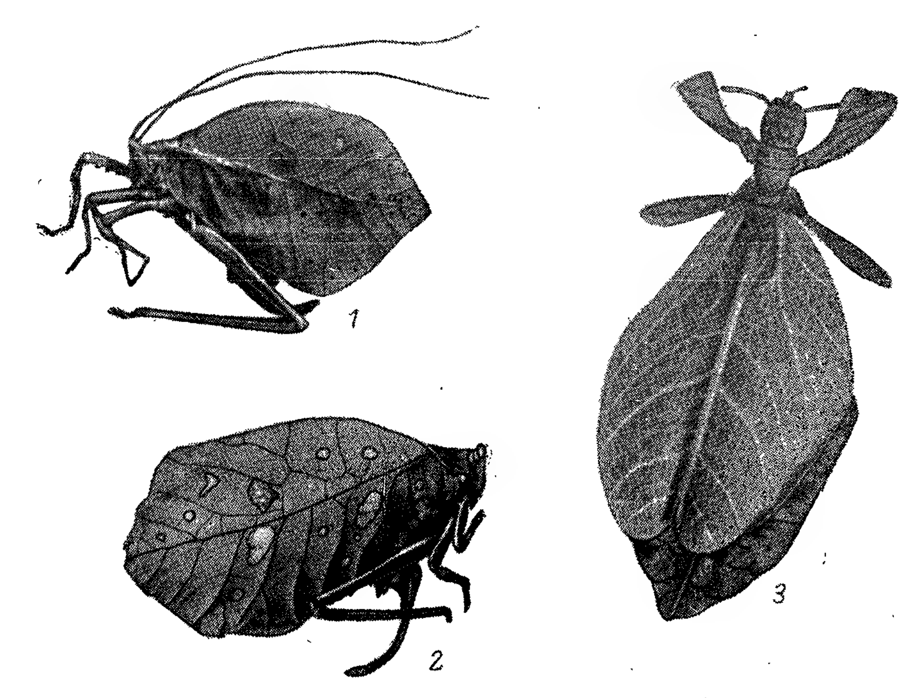


Рис. 59. Листоподражание у прямокрылых. (Из Котта).

1 и *2* — виды Cycloptera; *3* — *Chitoniscus feedjeanus*.

Р а з б и в к а н а ч а с т и, т. е. дезинтеграция зрительного впечатления, достигается существованием резких линий, или границ, между различно окрашенными частями, проходяших через все тело (взятое опять-таки в положении покоя). Резкие линии как будто ограничивают какие-то иные тела, не похожие на животных, а напоминающие отдельные объекты окружающей неорганической или растительной природы. Такие рисунки также весьма широко распространены как у насекомых (многие бабочки), так и у позвоночных начиная с рыб и кончая птицами и млекопитающими.

Конечно, и в этом случае рисунок может служить эффективной защитой лишь при наличии адекватного фона в окружающей обстановке (рис. 60—63).

Во всех этих случаях скрывающая окраска тем более защищает животное от врагов, руководящихся зрением (особенно от птиц), чем более она совершенна. Если имеются индивидуальные различия в совершенстве окраски, то менее заметные особи, очевидно, будут менее истребляться, чем более заметные. Элиминация будет иметь избирательный характер. Переживать и оставлять потомство будут наиболее незаметные животные. Это касается не только таких беззащитных животных, как насекомые,

Рис. 60. Значение разбитой окраски. (Из Котта).

1 — сплошная окраска; *2* — разбитая окраска; *3* — животное с разбитой окраской на адекватном фоне становится незаметным.

но относится в равной мере и ко многим крупным животным и даже к хищникам, для которых весьма важно незаметно приблизиться к своей



Рис. 61. Маскировка глаз и разбитая окраска у южноамериканского грызуна вискачи *Lagostomus trichodactylus*. (Из Котта).

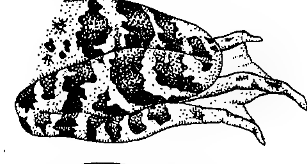
добыче. Менее заметный хищник будет более обеспечен пищей для себя и для своего потомства. Ясно, что уже ничтожное сходство в окраске с окружающей средой ставит данную особь в более выгодное положение, чем любую иную, хотя бы лишь немного более заметную.

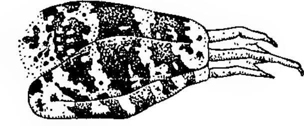
Сходство, например, с листом, конечно, не появилось сразу в виде случайной вариации. Сначала могла развиться окраска, лишь в общем несколько напоминающая сухой лист, а затем очень постепенно вырабатывались рисунок и форма и устанавливались соответствующие инстинкты. Известны бабочки, обладающие еще лишь очень отдаленным сходством с листом. Таков, например, один из видов каллимы — *Kallima rumia*. Однако и это несовершенное сходство дает уже некоторую защиту. При обычном наличии индивидуальных вариаций имеется достаточное поле деятельности естественного отбора, результатом которого является переживание (в среднем) наиболее незаметных особей. Совершенство защитной окраски непосредственно определяет интенсивность элиминации и отбора. Конечно, не нужно забывать, что ее эффект может быть использован только в полном согласовании с инстинктами, которые заставляют животное располагаться неподвижно на соответствующем фоне и в надлежащем положении покоя. Параллельно с совершенствованием окраски должна идти и выработка этих инстинктов в силу той же элиминации более заметных особей. Трудно найти какое-либо иное объяснение для явлений покровительственной окраски, кроме теории естественного отбора, которая дает действительно ясное, совершенно непринужденное объяснение для всех этих фактов.



Рис. 62. Разбитая окраска у лягушки *Megalixalus fornasinii*. (Из Котта). Совпадение полос в положении покоя.







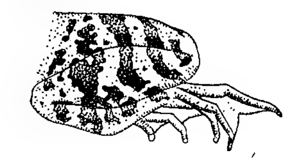


Рис. 63. Разбитая окраска у травяной лягушки (*Rana temporaria*). (Из Котта). Совпадение полос на задних конечностях в положении покоя.

Предостерегающая, или предупреждающая, окраска (апосемия). В некоторых случаях животные, даже, казалось бы, совершенно беззащитные, обладают яркими окрасками, ясно выделяющими их из окружающей среды, делающими их особенно заметными. Оставляя пока в стороне те случаи, когда яркие окраски служат для более легкого распознавания особей своего вида (что наблюдается часто у бабочек и у птиц), мы обратим здесь особое внимание на те, правда, более редкие случаи, когда животное явно выставляет свои яркие краски напоказ и совершенно не боится хищников. Такие факты как будто противоречат описанным явлениям скрывающей окраски и подрывают их значение. На самом деле здесь нет никакого противоречия, так как в этих случаях именно яркая окраска защищает организм, и притом еще лучше, чем это было бы при наличии покровительственной окраски.

Предостерегающая окраска встречается у животных, которые обладают иными, и притом более действенными, средствами защиты. В основном это ядовитые, обжигающие и жалящие животные. Таковы некоторые гусеницы, в особенности питающиеся растениями, содержащими ядовитые алкалоиды. Нередко они ярко окрашены. Ядовиты, или по меньшей мере несъедобны, также и некоторые бабочки. В их теле бывают ядовитые или раздражающие вещества. Таковы тропические семейства геликонид (рис. 64), данаид, акреид и др. Ярко-желтые полосы бывают у ос, у шмелей. Известны также весьма ярко окрашенные ядовитые змеи (Elapidae; рис. 65).

Яркая окраска дает возможность птицам распознать несъедобное или даже опасное животное и спасает последнее от бесполезного нападения. Оно все равно не может быть употреблено в пищу, но может вызвать неприятные ощущения, боль или даже отравление. Способность распознавать несъедобных животных приобретается птицами, конечно, лишь в результате неприятного опыта (т. е. у них вырабатывается условный рефлекс отвращения). Чем сильнее сопутствующее раздражение (яркое зрительное впечатление), тем быстрее и надежнее устанавливается условный рефлекс.

Защитное действие окрасок и инстинктов бывает основано и на обмане зрения. Таковы, во-первых, угрожающие окраски и позы и, во-вторых, явления мимикрии.

Угрожающая, или устрашающая, окраска. Гусеница винного бражника (*Chaerocampa elpenor*) имеет впереди глазоподобные пятна. При опасности она раздувает и приподымает переднюю часть тела, принимая угрожающую позу. Опытом доказано, что птицы действительно пугаются, принимая, по-видимому, совершенно безопасную гусеницу за змею. Сумеречная бабочка — глазчатый бражник (*Smerinthus ocellata*) — обладает синими глазоподобными пятнами на красноватых задних крыльях. Если бабочку потревожить, то она расправляет свои крылья, выдвигая этот своеобразный рисунок. И в этом случае доказано, что куры и воробьи пугаются,

принимая, по-видимому, бабочку за часть головы крупного животного. Конечно, такие окраски не могут иметь значения абсолютного средства защиты, но и покровительственная окраска дает лишь относительную защиту от некоторых врагов.

Мимикрия (Бэтса), или ложнопредостерегающие окраска, рисунок и форма (псевдоапосемия).

Под мимикрией в узком смысле слова понимают имитирующее сходство незащищенного организма с защищенным (в широком смысле мимикрией или миметизмом называют иногда защитное сходство с предметами внешней среды).

Известный зоолог-путешественник Г. Бэтс первый заметил, что среди множества пестрых бабочек семейства геликонид (Heliconidae), обычных в долине реки Амазонки, вылавливаются отдельные сходные с ними по окраске и повадкам представители совершенно иного семейства белянок (Pieridae). Геликониды летают медленно и держатся на виду у птиц

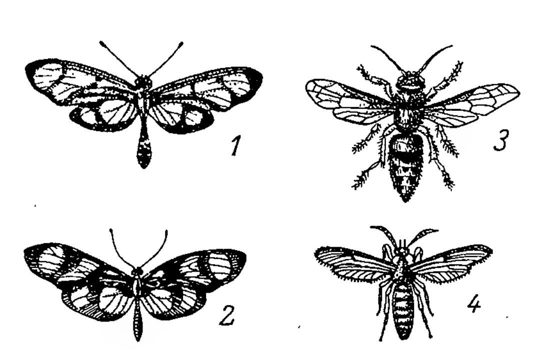


Рис. 64. Мимикрия у насекомых.

1 — несъедобная геликонида *Methona psidii*; *2* — подражающая ей пиерида *Leptalis orise*; *3* — оса *Vespa crabro*; *4* — подражающая ей бабочка-стеклянница *Sesia crabroniformis*.

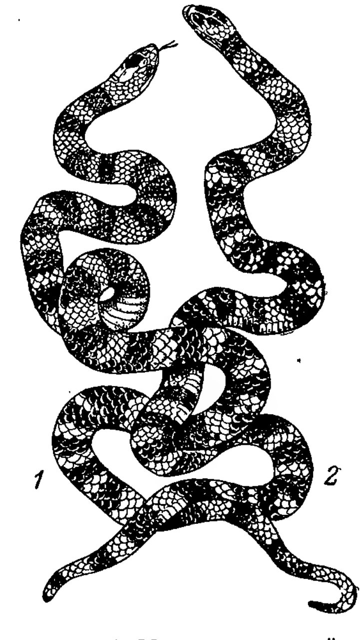


Рис. 65. Мимикрия у змей.

1 — неядовитая *Erythrolampus venustissimus*; *2* — ядовитая *Elaps fulvius*.
Яркая окраска из чередующихся красных и черных полос.

большими стаями. От птиц они не улетают, и птицы их не преследуют. Они издают неприятный запах и оказываются для птиц несъедобными. Яркая окраска геликонид имеет, следовательно, значение предостерегающей окраски (апосемия). Летающие с ними вместе и вполне съедобные белянки при сходстве в окраске совершенно не выделяются в этих стаях геликонид и, очевидно, принимаются птицами за таких же несъедобных бабочек (рис. 64).

Это явление подражательного сходства с защищенными, или «иммунными», организмами оказалось довольно широко распространенным. И в Старом Свете, и в Австралии известно теперь много бабочек, имитирующих местных иммунных бабочек из семейств Danaidae (*Amauris*, *Danais*), Euploeidae, Acraeidae. Интересны явления мимикрии у некоторых представителей Papilionidae (*Papilio dardanus*, *P. polytes*). В этом случае подражают только самки (рис. 66). Самцы обладают исходной окраской — это большие красивые бабочки, напоминающие нашего махаона. В Абиссинии встречаются самки *P. dardanus*, сходные по своей окраске с самцами. Очевидно, это первоначальный тип самки. Однако, кроме того, встречается еще два типа самок того же вида, копирующих местных иммунных данаид (*Amauris*, *Danais*). В Южной Африке имеются другие формы самок *Papilio dardanus*: одна копирует местную *Danais chrysippus*, другая, совершенно иного цвета, копирует *Amauris navius*, третья копирует *A. echeria*. Чрезвычайно интересно, однако, что *A. echeria* дает ряд локальных форм (подвидов), а параллельно им и самки *Papilio dardanus* образуют сходные с ними местные формы. Подобный полиморфизм имитирующих самок описан и для *P. polytes*, у которых изучен и наследственный механизм этого полиморфизма.

Явления мимикрии распространены и у других насекомых. Многие насекомые имитируют жалящих насекомых (рис. 64). Так, известны жуки, мухи и бабочки, копирующие ос, пчел и шмелей. Очень распространенная муха ильница-пчеловидка (*Eristalis tenax*) подражает пчелам и вместе с ними посещает цветы. То же относится к другой мухе — шмелевидной мохнатке (*Volucella bombylans*). Бабочка-стеклянница *Aegeria apiformis* напоминает шершня.

Описаны явления мимикрии и у позвоночных животных. Неядовитые змеи (*Erythrolampus* и др.) иногда очень точно копируют (рис. 65) ярко окрашенных ядовитых змей (Elapidae; *Elaps fulvius* — коралловая змея Южной Америки с чередующимися ярко-красными и черными поперечными полосами). Некоторые полагают, что и обыкновенная кукушка имитирует ястреба-перепелятника.

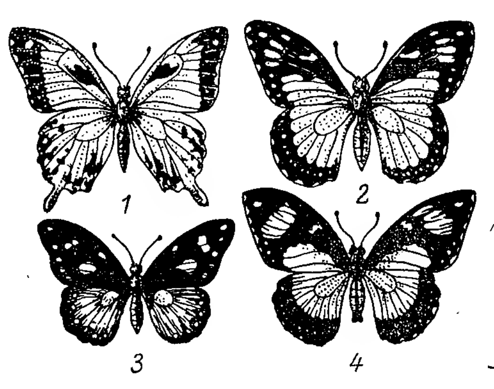


Рис. 66. Африканский махаон *Papilio dardanus*.

Полиморфизм самок, отдельные формы которых копируют различных «иммунных» бабочек, характерных для данной местности.
1 — самец; *2—4* — различные формы самок.

Учение о мимикрии подверглось острым нападкам со стороны антидарвинистов. Выдвинутые ими возражения не выдерживают серьезной критики. Они были в основном направлены на то, чтобы доказать, что мимикрия не дает безусловной защиты организму. В этом ни один дарвинист, конечно, не сомневается. Наблюдения все же показали, что не только птицы, но даже богомолы избегают иммунных бабочек. Однако верно то, что некоторые увлекающиеся коллекционеры иногда описывали как мимикрию любое случайное сходство между различными организмами, не интересуясь ни образом жизни, ни даже географическим распространением данных видов.

Между тем подражательное сходство может служить защитой лишь при определенных условиях. Образец должен быть действительно защищенной формой и всегда иметь значительный численный перевес над подражающей формой. Образец и его копия встречаются всегда в одной и той же местности; они держатся вместе в одних и тех же биотопах и обладают сходными инстинктами. Только в этих случаях можно говорить о мимикрии, так как только при таких условиях это сходство дает подражающему виду реальную защиту, т. е. снижает его истребляемость. Если бы имитирующее животное держалось отдельно от иммунного образца или если бы оно было более многочисленным, то птицы из опыта скоро убедились бы в его съедобности и научились бы отличать его от иммунной формы, хотя бы по различиям в повадках.

В некоторых случаях иммунные формы подражают друг другу. Это явление наблюдается среди бабочек семейств Danaidae, Neotropidae, Heliconidae, Acraeidae, живущих в одних и тех же местностях Южной Америки, и было впервые описано Ф. Мюллером. Взаимное подражание

иммунных форм, образующих иногда целые «кольца мимикрии», объясняется тем, что птицы распознают несъедобных бабочек только в результате собственного опыта, ведущего к приобретению условного рефлекса отвращения. Поэтому известное число бабочек всегда становится жертвой молодых птиц. При сходстве разных иммунных форм эти жертвы распределяются между популяциями нескольких видов, и, следовательно, такая элиминация особей каждого отдельного вида значительно сокращается.

Для нас интересны и некоторые другие закономерности в явлениях мимикрии, так как они также являются хорошим доказательством эволюции, и в особенности теории естественного отбора.

Подражающая форма всегда уклоняется по внешнему виду от ближайших родственных форм (ср. сказанное о самках *Papilio dardanus*). В подражающем виде мы имеем всегда более или менее резко измененную форму. Иногда и исходная форма еще может быть найдена (самка *P. dardanus* в Абиссинии). Очень часто исходная форма окраски сохраняется у самцов (многие виды *Papilio*). Если оба пола копируют иммунную форму, то у самки достигается обыкновенно более совершенное сходство. С точки зрения теории Дарвина это понятно. Самка обычно менее подвижна и потому более уязвима. Она в большей мере нуждается в защите. Гибель самки имеет, кроме того, большее значение, чем гибель самца, так как вместе с нею гибнут и яйца; между тем самец может оплодотворить несколько самок и уменьшение числа самцов не имеет такого значения.

Сходство с иммунной формой — результат эволюции, и во многих случаях можно показать, что это сходство развивается постепенно, достигая все большего совершенства. Мы знаем примеры весьма несовершенного сходства. Однако и самое незначительное сходство, например только в инстинктах, дает уже хотя бы некоторую защиту обладающим им особям. Если бабочка даже резко отличной окраски начнет присоединяться к летящей стае геликонид, то она этим самым приобретает уже известную защиту, так как птицы несомненно отрицательно оценивают всю стаю в целом, а не достоинства каждой отдельной особи. Любое сходство, хотя бы в общих тонах окраски, значительно уменьшает истребляемость подражателя и, следовательно, является предметом «накопляющего» действия естественного отбора.

Постепенность приобретения подражательного сходства видна в особенности на самцах тех видов, у которых самки уже хорошо имитируют. У самцов некоторых белянок, копирующих геликонид, на общем белом фоне появляются лишь первые цветные пятна, приближающие их окраску к окраске образца. У самок *P. dardanus*, копирующих *Amauris echeria* в Южной Африке, эволюция окраски идет параллельно дифференцировке географических форм образца.

В особенности важно то обстоятельство, что сходство является всегда чисто внешним. Морфологические признаки всегда ясно указывают на систематическое положение подражателя. Такие признаки строения крыла, как его жилкование, полностью сохраняют специфические особенности данной группы (семейства). Интересно, что один и тот же внешний эффект достигается у образца и у различных подражателей различными путями. Так, стекловидная прозрачность крыльев достигается либо тем, что чешуйки уменьшаются в величине, хотя сидят тесно, либо тем, что чешуйки располагаются более редко, хотя сохраняют крупную величину, либо тем, что чешуйки утрачивают свой пигмент, либо, наконец, комбинацией предыдущих процессов.

Это показывает, что сходство достигается не в силу каких-либо внутренних причин. Критерием сходства здесь является только зрительное впечатление, производимое на другой организм (птицу), и это показывает значение того фактора, который занимает центральное место в теории

Дарвина. Только то соотношение между организмами, которое Дарвин назвал борьбой за существование и которое в данном случае связано с избирательным истреблением птицами, руководящимися в поисках пищи зрением, могло определить развитие подражательного сходства, называемого мимикрией в широком смысле слова.

Что сходство это не вызывается внутренними причинами, видно также из фактов развития полиморфизма самок (*P. dardanus*, *P. polytes*). Здесь один и тот же вид развивался в различных направлениях соответственно различному положению во внешней среде.

Другие средства пассивной защиты. Кроме защитной окраски, наблюдаются и другие средства пассивной защиты от хищников и врагов, и притом не только у животных, но и у растений.

У растений нередко имеются иглы и колючки, защищающие их от поедания крупными травоядными животными. Такое же значение имеют алка-



Рис. 67. Ушастый еж (*Hemiechinus auritus*).

лоиды и раздражающие масла. Неплохим средством защиты против многих травоядных животных являются обжигающие волоски, содержащие органические кислоты или эфирные масла (крапива, мята, герань и др.). От многих животных защищают также твердые, богатые кремнеземом оболочки клеток у злаков и различные включения в самих клетках. Так, например, «рафиды» — кристаллы щавелевокислого кальция — хорошо защищают ткани растений от поедания улитками, гусеницами, саранчой и даже грызунами.

У животных имеются сходные защитные образования в виде различного рода панцирей. Таково значение хитинового покрова членистоногих, достигающего иногда большой мощности и твердости (жуки), особенно при его импрегнации известью (раки). Наружный и внутренний скелет многих коралловых полипов, внутренний скелет губок, твердая оболочка асцидий, известковый скелет иглокожих, раковины моллюсков, костные чешуи рыб, роговые чешуи рептилий и даже перья птиц и волосяной покров млекопитающих имеют частично значение органов защиты. В связи с таким покровом нередко развиваются еще более прочные панцири (ганоидная чешуя некоторых рыб, чешуя крокодилов, панцирь черепах, панцирь броненосцев) или шипы (некоторые рыбы и ящерицы) и иглы (еж, рис. 67; дикобраз).

Все эти образования могли развиться лишь в результате естественного отбора, т. е. преимущественного переживания лучше защищенных особей, обладавших более твердыми покровами.

Бескрылые насекомые островов. Еще Дарвин обратил внимание на то, что среди островных насекомых имеется очень много бескрылых форм. На острове Мадейра из 550 живущих там видов жуков 200 нелетающих либо вовсе лишенных крыльев, либо обладающих рудиментарными крыльями. Из 29 эндемичных родов, т. е. таких, которые исторически очень давно поселились на острове и потому наиболее изменены, 23 рода охватывают исключительно бескрылые формы. Еще больше бескрылых форм имеется на расположенных недалеко от Мадейры трех маленьких скалистых островах. Интересно, что летающие насекомые обладают здесь даже увеличенными крыльями.

На Кергеленских островах, расположенных на расстоянии тысячи километров от Южной Америки и Австралии и отличающихся бурной погодой, все местные насекомые — жуки, бабочки, мухи (рис. 68) и другие — бескрылы.

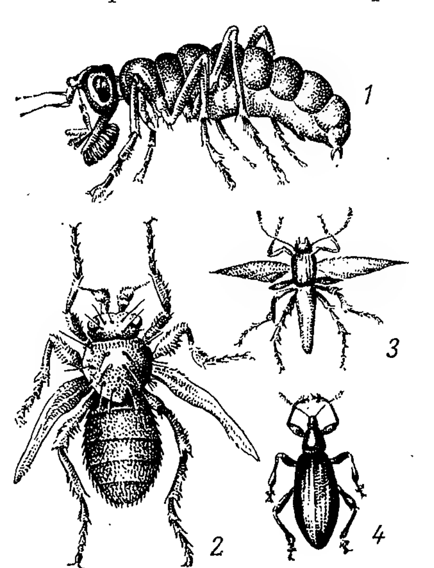


Рис. 68. Насекомые Кергеленских островов, бескрылые и с рудиментарными крыльями.

1 и 2 — мухи; 3 — бабочка; 4 — жук.

Эти факты являются одним из наиболее убедительных доказательств эффективности естественного отбора. На небольших островах при любом направлении ветра почти всякое взлетающее насекомое должно уноситься в море и гибнуть. Поэтому в каждом поколении сохранялись и оставляли потомство всегда наихудшие летуны, которые при ветре держались ближе к земле и не взлетали. Формы с недоразвитыми крыльями имели наибольшие шансы на сохранение жизни (кроме этого, в некоторых случаях могли выживать также особи, особенно хорошо летающие и могущие противостоять ветру).

Интересно, что при отсутствии на Кергеленах летающих насекомых там все растения опыляются ветром. Те растения, которые первоначально обладали цветами, нормально опыляемыми насекомыми, перешли на опыление ветром и утратили окрашенные венчики (гвоздичные и некоторые другие растения).

Взаимные приспособления организмов друг к другу. Факты взаимного приспособления организмов друг к другу, в особенности взаимного приспособления животных и растений, также следует рассматривать как доказательства правильности теории естественного отбора. Именно по Дарвину направление эволюции определяется взаимоотношениями организма с внешней средой (а следовательно, и с другими организмами). Другие теории, и в частности все виды ламаркизма, если и пытаются (хотя и неудачно) объяснить активное приспособление животных к условиям среды, то совершенно бессильны перед фактами приспособленности некоторых растений к определенным животным.

Особенно интересны приспособления растений к опылению насекомыми, что привлекло внимание Ч. Дарвина. Само возникновение более или менее ярких цветов, издающих различные запахи, связано с появлением насекомых, питающихся нектаром. Яркие краски и запахи имеют значение распознавательных знаков, облегчающих насекомым нахождение нектара. Польза этих особенностей для насекомых совершенно ясна. Однако, по теории Дарвина, ни один организм, конечно, не может видоизменяться и приобрести признаки, полезные только для другого организма. Эволюция организма определяется переживанием и, следовательно, пользой для данного вида, а не для другого. Поэтому приобретение ярких и пахучих цветов должно было определяться не интересами насекомых, а интересами самих растений (так же как эволюция насекомых определяется их собственной пользой в данных условиях среды).

Биологическое значение цветов было вскрыто еще Х. К. Шпренгелем в конце XVIII в., однако только Ч. Дарвин мог полностью оценить его: он показал разнообразие и глубину взаимного приспособления цветов и насекомых и выяснил пути его возникновения. Для растения смысл этих приспособлений заключается в обеспечении его опыления и, следовательно, обеспечении размножения. Некоторые растения опыляются, правда, ветром; но тогда удачное опыление является в гораздо большей мере делом случая и требует неизмеримо большего количества пыльцы.

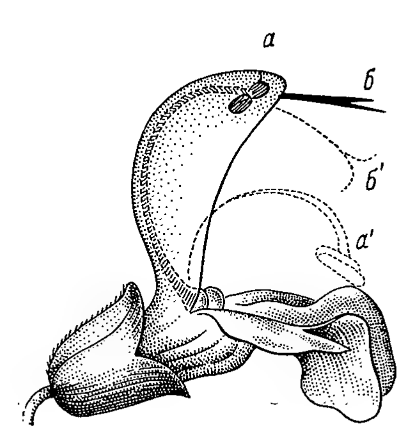


Рис. 69. Приспособление для перекрестного опыления шалфея *Salvia officinalis* шмелями или пчелами. (Из Вейсмана).

а, а' — пыльник; б, б' — рыльце.

Польза опыления насекомыми совершенно очевидна, в особенности если специализация приспособлений достигает той степени, когда определенное растение посещается определенными видами насекомых. В этом случае опыление, и притом перекрестное, гарантируется при минимальной затрате пыльцы.

Такие приспособления в высшей степени разнообразны. В качестве примера можно привести цветок шалфея (рис. 69). Широкая нижняя губа цветка представляет удобную площадку для посадки насекомого (пчелы или шмеля). Части органов размножения в виде длинного столбика с двойным рыльцем и парой тычинок располагаются под верхней губой. Рыльце немного выступает наружу. Тычинки укреплены подвижно, как бы на шарнире, с подушечками у их основания. Когда насекомое проникает головой внутрь цветка, чтобы достать нектар, оно толкает подушечки так, что тычинки нагибаются и ударяют своими пыльниками по спинке насекомого. Клейкая пыльца пристает к телу насекомого. Когда насекомое перелетает затем к другому цветку шалфея, оно уносит с собой пыльцу, которая на нем подсыхает и теряет свою клейкость. После посещения другого цветка пчела при своем взлете оставляет на его рыльце несколько зернышек пыльцы. Так совершается перекрестное опыление и оплодотворение шалфея.

У орхидей цветы нередко замечательно красивы и разнообразны. Вместе с тем в высшей степени совершенны их приспособления для опыления насекомыми. Пыльца часто собрана в комочки (поллинии), которые приклеиваются липкой на конце ножкой к голове насекомого, а при перелете его на другой цветок в точности попадают на поверхность рыльца. Опыление насекомыми чаще всего оказывается перекрестным, но не исключает возможности самооплодотворения. В других случаях, однако, имеются специальные приспособления, не допускающие самоопыления. Известны диморфные и даже триморфные цветы одного вида, у которых имеются два или три типа строения с разным уровнем расположения пыльников и рыльца. Примером может служить диморфизм у обыкновенного первоцвета (*Primula officinalis*). Здесь пыльца от цветка с высоким расположе-

нием пыльников и коротким пестиком может быть перенесена только на другой цветок, с длинным пестиком и низким расположением пыльников, а пыльца от цветка с низким расположением пыльников переносится только на первый тип цветка, с коротким пестиком. Взаимные приспособления различных организмов всегда связаны с пользой для обоих партнеров. В приведенных случаях насекомое обеспечивается продуктами питания (нектаром), а растению гарантируется опыление и оставление потомства с минимальной затратой пыльцы. Различные формы симбиоза представляют примеры того же рода: взаимное приспособление сожителей связано с выгодой для обеих сторон.

Конечно, возможны и односторонние приспособления организма — явления нахлебничества, переходящие в паразитизм. В этом случае пользу извлекает один вид, а другой вид сопротивляется и «приспособляется» к наличию бесполезного или вредного сожителя, пытаясь себя оградить от его вредных влияний. И такое «приспособление» организма к своим паразитам идет под знаком естественного отбора особей, наиболее защищенных от вредных последствий нападения паразитов.

Дарвин определенно указывал, что «естественный отбор никоим образом не может вызвать в каком-либо виде изменения, исключительно полезного другому виду, хотя повсеместно в природе одни виды и извлекают пользу из организации других». Антидарвинисты приводили иногда примеры таких «приспособлений», которые как будто направлены на пользу другого организма. Эти примеры не выдержали критического разбора. Наиболее интересными являются образования галлов на листьях растений под влиянием уколов орехотворок, откладывающих туда свои яйца. В этих галлах развиваются их личинки, и это производит впечатление приспособления растения к выводу потомства насекомого, т. е. приспособления, направленного на пользу другого организма. Однако в данном случае образование галлов нельзя рассматривать как приспособление растения — это опухоли с ограниченным ростом, т. е. неизбежная реакция его тканей на введение насекомым раздражающих веществ. На самом деле выработка веществ, вызывающих такую реакцию, есть приспособление насекомого к использованию средств окружающей среды (растения) для выведения потомства. Это объясняется тем, что в процессе естественного отбора происходило преимущественное переживание потомства таких особей насекомого, которые вырабатывали химические вещества, вызывающие наиболее выгодную для выведения потомства реакцию у данного растения, т. е. образование галлов.

Прямые доказательства естественного отбора. Все перечисленные доказательства естественного отбора имеют косвенный характер, поскольку приведенные факты допускают, по-видимому, лишь одно разумное объяснение, лежащее в рамках теории Дарвина. К прямым доказательствам мы должны отнести установление непосредственных результатов естественного отбора путем наблюдения в природе или посредством экспериментов в поле или в лаборатории. Такие наблюдения и эксперименты рассматриваются нами в связи с современным положением вопроса о факторах эволюции (гл. III).

Половой отбор как особая форма естественного отбора

Некоторые случаи полового диморфизма казались Дарвину необъяснимыми с точки зрения обычного естественного отбора, так как они иногда выражаются в развитии признаков, которые можно рассматривать скорее как вредные для жизнеспособности их обладателей, чем полезные. Между

тем естественный отбор, казалось бы, не может привести к развитию вредного признака, снижающего жизнеспособность организма, т. е. увеличивающего его истребляемость. Таковы, например, яркие окраски и украшения самцов многих птиц, длинные хвостовые перья самца райской птицы или птицы-лиры, мешающие полету. Так же опасны для жизни и инстинкты некоторых ярко окрашенных птиц, заставляющие их собираться массами на токовищах и издавать при этом громкие звуки, что несомненно может привлечь внимание хищников. Резкие запахи самцов (или самок) некоторых животных, так же как крики и пение, ставят их в опасное положение. Все это противоречит тем принципам защитных приспособлений, о которых шла речь в предыдущем разделе.

В самом деле, мы имеем здесь вполне объективное противоречие, сущность которого была, однако, прекрасно вскрыта Дарвином и послужила не к опровержению его теории, а наоборот, к новому, блестящему ее подтверждению. Дело в том, что жизнь особи у растений и у животных не имеет самостоятельного биологического значения и охраняется лишь постольку, поскольку она обеспечивает оставление потомства.

Между тем основные требования обеспечения жизни потомства в некоторых отношениях идут в разрез с интересами самой особи, истощая ее, ставя ее перед серьезными опасностями или даже лишая ее жизни непосредственно после копуляции, откладки яиц (многие насекомые) или выведения потомства.

Половые признаки, в частности вторичные половые признаки, и развиваются специально в интересах оставления потомства. Это не значит, что эти интересы всегда противоречат жизненным интересам самой особи. Наоборот, это бывает, быть может, и не так часто. Так, рассмотренные факты существования покровительственной окраски у самок некоторых бабочек и птиц или мимикрии у самок бабочек тоже представляют примеры полового диморфизма. Однако в этих случаях половые различия ведут не только к оставлению потомства, но одновременно и к охране самки, наиболее ответственной за оставление этого потомства.

Потомство обеспечивается путем защиты жизни самки, а не за ее счет. Покровительственная окраска и мимикрия самок представляют результат обычного естественного отбора, а не полового отбора.

Таким образом, нужно помнить, что не только половые различия могут быть разного рода (первичные и вторичные половые различия), но и вторичные половые признаки могут иметь разное биологическое значение и разное происхождение.

Мы выделяем следующие половые различия самок и самцов.

I. Первичные половые признаки. Половые железы и органы, непосредственно необходимые для полового акта. Как и другие признаки организации, они имеют приспособительное значение. Это — орудия для воспроизведения потомства. Развились они несомненно в результате обычного естественного отбора. В признаках обоих полов ярко выражены все элементы взаимного приспособления.

II. Вторичные половые признаки. Половые различия, непосредственно не связанные с совершением полового акта.

1. Средства пассивной защиты особей одного пола, обычно самки и ее потомства (защитная окраска, мимикрия самки).

2. Средства активной защиты особей одного пола, обычно самцов (клыки, рога и т. п.).

3. Органы заботы о потомстве (различные сумки и камеры для выведения молоди, млечные железы млекопитающих).

4. Приспособления, способствующие спариванию (органы, используемые самцами для удерживания самки, например мозоли на первом пальце некоторых лягушек).

5. Органы, облегчающие нахождение особей другого пола. В этих признаках ярко выражены черты взаимного приспособления полов. С одной стороны, наблюдаются яркая окраска, звуковые органы, пахучие железы или органы свечения, а с другой — соответственно увеличенные органы зрения, органы слуха, органы обоняния и иногда более развитые органы движения.

6. Приспособления, возбуждающие половые рефлексы у особей другого пола и наблюдаемые чаще у самца. В качестве таковых используются яркие окраски, распознавательные рисунки и отметины (у бабочек, рыб, амфибий, рептилий, птиц, обезьян), которые иногда развиваются лишь к периоду половой деятельности, образуя особый брачный наряд. Окраски и отметины дополняются нередко различными выростами и придатками (рога, бороды, хохлы, кожные выросты, специализированные перья), а также характерными движениями самого животного (пляски насекомых, токование птиц, драки самцов птиц и млекопитающих). Органами привлечения самок служат часто звуковые органы самцов (стрекотанье кузнечиков, сверчков, медведок, цикад; кваканье лягушек; пение птиц; крики млекопитающих, например рев оленей, крики обезьян). То же значение имеют и пахучие железы у бабочек и особенно у млекопитающих. Нередко таким образом используется трение, воспринимаемое другим полом через органы осязания.

Большинство этих признаков и органов имеет общее значение для обеспечения особи потомством и, следовательно, для поддержания существования вида. Такие признаки, как органы заботы о потомстве, средства пассивной или активной защиты одного пола, приспособления, облегчающие спаривание, и наконец, органы, способствующие нахождению особей другого пола, должны были возникнуть в процессе естественного отбора, т. е. в результате преимущественного оставления потомства (и его переживания) особями, обладающими лучшими средствами защиты, лучшими средствами привлечения особей другого пола и лучшими средствами для воспитания и защиты своего потомства.

Дарвин выдвинул поэтому теорию полового отбора для объяснения только двух категорий вторичных половых признаков:

1) дальнейшего развития органов защиты самцов как орудий борьбы за самок и

2) развития органов, привлекающих и возбуждающих особей другого пола.

В первом случае предполагается наличие борьбы самцов за самок, причем самка достается победителю в этой борьбе, т. е. более сильному и лучше вооруженному самцу, который и передаст эти свойства мужскому потомству.

Во втором случае предполагается наличие выбора самками наиболее привлекательных самцов, которые сильнее возбуждают их звуками, яркими красками, плясками, запахами и т. п.

Что касается первого вопроса, то в настоящее время можно считать его разрешенным в том смысле, что все эти органы первоначально возникли как обыкновенные средства защиты. Обычно они бывают сильнее развиты у самцов как у более активного пола.

У многих млекопитающих такое значение имеют зубы. Бивни слонов развиты либо только у самца (у индийского слона), либо у самца они много крупнее, чем у самки (у африканского слона). У большинства ластоногих самец просто крупнее и много сильнее, чем самка. Однако у моржей самцы обладают особенно большими клыками. Большие клыки имеются и у самцов диких кабанов, а также у самцов человекообразных обезьян — гориллы и орангутанга.

Копытные обыкновенно вооружены рогами, которые могут быть у особей обоего пола. Обычно они у самцов развиты сильнее. Это явные органы защиты, развившиеся, очевидно, при участии естественного отбора. Однако у некоторых антилоп и у всех оленей (за исключением северного оленя) рога имеются только у самцов (рис. 70).

Известно, что самцы многих животных в период спаривания действительно дерутся между собой за самок. В этом случае всегда речь идет о стадных животных, у которых самцы берут на себя защиту стада, состоящего из самок и молоди. Наибольшей остроты достигают бои за самок у полигамов. Как раз у ластоногих, у диких свиней и у многих других копытных имеется хорошо выраженная полигамия.

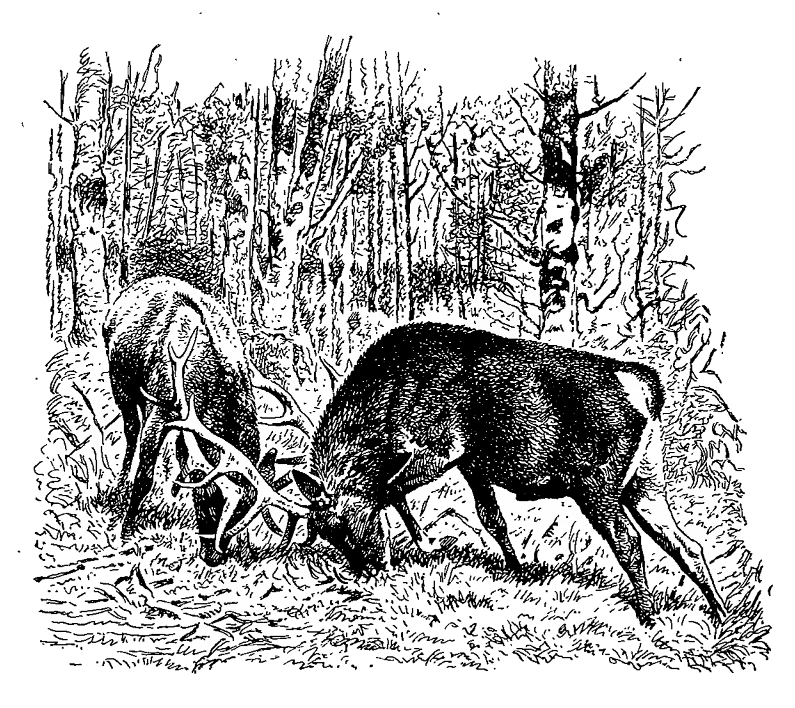


Рис. 70. Дерущиеся олени.

Рога, служащие орудием боя самцов в их драках за самок, у оленей — вторичный половой признак.

У полорогих самцы дерутся иногда довольно упорно, и более сильный самец собирает вокруг себя больше самок, отгоняя от стада всех других самцов. Однако наиболее жестокие драки известны у оленей. Между бойцами равной силы происходят нередко весьма длительные бои, кончающиеся смертью одного или даже обоих бойцов, безнадежно сцепившихся рогами (рис. 70).

Во многих случаях орудия боя возникли, очевидно, как средства активной защиты на основе обычного естественного отбора. У стадных животных задача защиты всего стада переходит к самцам, у которых соответственно сильнее развиваются и специальные органы защиты. Наиболее сильный самец нередко оказывается в роли вожака стада. В дальнейшем такие стадные животные нередко переходили к полигамии, а это приводило к конкуренции и борьбе самцов за самок. Только в этой последней фазе развития орудий боя самцов вполне ясно выступает значение полового отбора, способствующего дальнейшему развитию органов, возникших как обычные средства активной защиты. В других случаях рога могли возникнуть

сразу же при участии полового отбора. Затем они приобрели значение органа защиты у самца, а потом и у самки. Таков, вероятно, путь развития рогов у антилоп и у оленей.

Что касается органов привлечения и стимуляции половых рефлексов у особей другого пола, то и они, очевидно, не возникли сразу как таковые, а произошли путем дальнейшего развития средств распознавания особей своего вида.

Это видно при рассмотрении конкретных примеров. Мы начнем с насекомых и перейдем затем к позвоночным, у которых роль полового отбора выражена яснее.

Органы свечения самки обыкновенного светляка представляют несомненно средства привлечения самцов (это доказано непосредственными опытами). Однако небольшой орган свечения имеется и у самца, а у некоторых тропических светляков самцы светят лишь немногим слабее самок. У бразильского жука *Pyrophorus noctilucus* оба пола светят одинаково, и оба летают. Ясно, что органы свечения возникли у обоих полов как видовые признаки, позволяющие особям одного вида находить друг друга. Это распознавание облегчало встречу особей разного пола. В дальнейшем биологическая дифференцировка полов, связанная с меньшей подвижностью самки, постепенно углублялась и привела к утрате крыльев у самки. Вместе с тем роль разыскивающего пола перешла полностью к самцу, а органы свечения самки служили необходимым ориентиром для его полета. Свечение самца полностью утратило смысл. Все это развитие могло идти под руководящим влиянием одного только естественного отбора. Ни о каком выборе самкой самца не может быть и речи. Однако возможны элементы конкуренции между самками: лучше светящаяся самка скорее привлечет самца и вряд ли останется неоплодотворенной.

Звуковые органы насекомых развиты у самцов и несомненно являются средствами привлечения самок, как это показывает очень остроумные опыты, поставленные со сверчками (самка и самец помещались в разных клетках в удаленных помещениях, соединенных телефоном; при пении самца самка неизменно подбегала к телефонной трубке). У полевого сверчка наблюдаются и драки самцов. И здесь, очевидно, нет выбора самками лучше поющего самца, однако элементы конкуренции возможны, так как более громкое пение слышно дальше и может привлечь самку.

Пахучие железы особенно распространены у бабочек. У большинства ночных бабочек они имеются у самок, и в этом случае самцы обладают сильно развитыми органами обоняния на сяжках. Эксперименты показывают, что самцы шелкопрядов привлекаются запахом желез самок на большом расстоянии. Еще чаще пахучие железы встречаются у самцов. Самцы бражника издают интенсивный запах мускуса; другие бабочки обладают нередко приятными запахами ягод, плодов или цветов. Пахучие органы самцов служат для привлечения и стимуляции половых рефлексов у самок.

Пестрая окраска и яркие отметины насекомых являются несомненно средствами опознания особей своего вида. Наблюдается и половой диморфизм, при котором самец обыкновенно окрашен ярче. Самка часто обладает более незаметной, защитной, окраской. Она, очевидно, привлекается отметинами самца, но, конечно, здесь нет речи о каком-либо выборе.

Видовые отметины дополняются иногда и своеобразными движениями. Это известно у некоторых насекомых (у мух), у крабов (рис. 71) и особенно у пауков. Последние принимают иногда удивительно своеобразные позы, всячески демонстрируя перед самкой свои видовые отметины. Несомненно, что эти пляски имеют значение средств возбуждения самки (только в состоянии полового возбуждения хищная самка паука может допустить к себе самца, в противном случае она его просто съедает). Явной конкуренции между самцами, по-видимому, нет.

У позвоночных животных органы привлечения и возбуждения особей другого пола не менее разнообразны, чем у насекомых. У рыб и амфибий половой диморфизм в окраске (например, у обыкновенного макропода) усиливается в брачный период (яркие брачные наряды самцов). Примером последних может служить брачная расцветка обыкновенного тритона (*Triturus vulgaris*). У самцов амфибий бывают и хорошо развитые голосовые аппараты (кваканье лягушек), служащие средством привлечения самок и обладающие видовой специфичностью.

Однако наибольшее значение имеют органы привлечения и возбуждения самок у птиц (рис. 72) и у млекопитающих. У птиц такими средствами служат яркие окраски и отметины, токование, крики и пение. Яркие цвета и характерные рисунки оперения птиц возникли, очевидно, у обоих полов как распознавательные признаки для особей данного вида (рис. 73). Они очень часто имеют ясно выраженный видовой характер, позволяя отчетливо различать особей даже близких видов. Эти же видовые отметины служат, конечно, и для облегчения встречи полов. У самок, насиживающих в открытых гнездах, нередко развивается малозаметная покровительственная окраска, и тогда половой диморфизм оказывается обусловленным одним только обычным естественным отбором. Опознавательное значение имеют и звуки, издаваемые птицами, что привело у многих воробьиных птиц к выработке мелодичного пения, особенно совершенного у самцов. Видовая специфичность пения выражается в ясных различиях даже между почти неразличимыми видами. Украшения самцов дополняются часто ухаживанием, состоящим в характерных движениях самца перед самкой, или более сложным и иногда коллективным токованием. Отсутствие собственных украшений восполняется иногда собиранием блестящих и ярких предметов — раковин, камешков, перьев, цветов и ягод, как у австралийских беседочниц, строящих специальные шалаши и садики для своих ухаживаний. Токование страуса, райских птиц, фазана-аргуса (рис. 74) и многих других птиц достигает большой сложности. Однако самец токует в данном случае в одиночку перед своей самкой. Явной конкуренции самцов тогда нет, и значение полового отбора неясно. Очевидно, все эти особенности развиваются в результате естественного отбора, обеспечивая оплодотворение и оставление потомства. Нередко наблюдается коллективное токование. Наиболее демонстративен тетеревиный ток. Тетерева (*Lyrurus tetrix*) весной собираются из года в год на определенных токовищах. Сначала слетаются самцы, начинающие свои пляски и драки. Позднее прилетают самки, которые устраиваются в качестве наблюдателей вокруг токовищ. Ток обеспечивает встречу особей данного вида, привлекает и возбуждает самок. Нельзя сказать, чтобы самки выбирали наиболее красивых самцов или самцов-победителей, но вся картина действует на них возбуждающе, и возможно, что самые сильные, яркие и возбужденные самцы действуют на них особенно сильно. Ток турухтанов (*Phylomachus pugnax*) особенно интересен в том отношении, что он связан с чисто показными боями, ни-

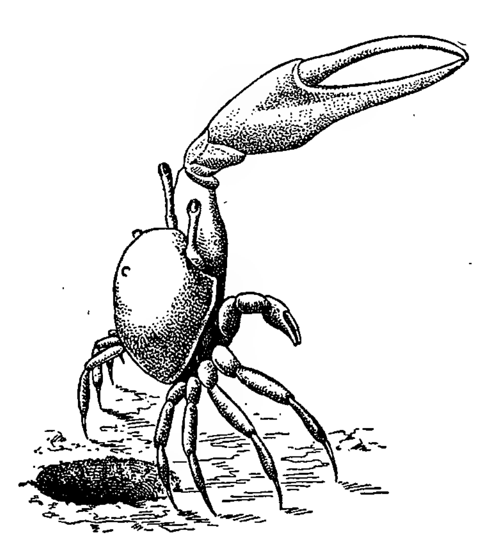


Рис. 71. Поза самца краба-сигнальщика (*Gelasimus*) в момент ухаживания.

кому никакого вреда не доставляющими. В отличие от обычного мономорфизма самцового наряда у турухтанов наблюдается резкий полиморфизм окраски, который не связан ни с экологическими различиями,

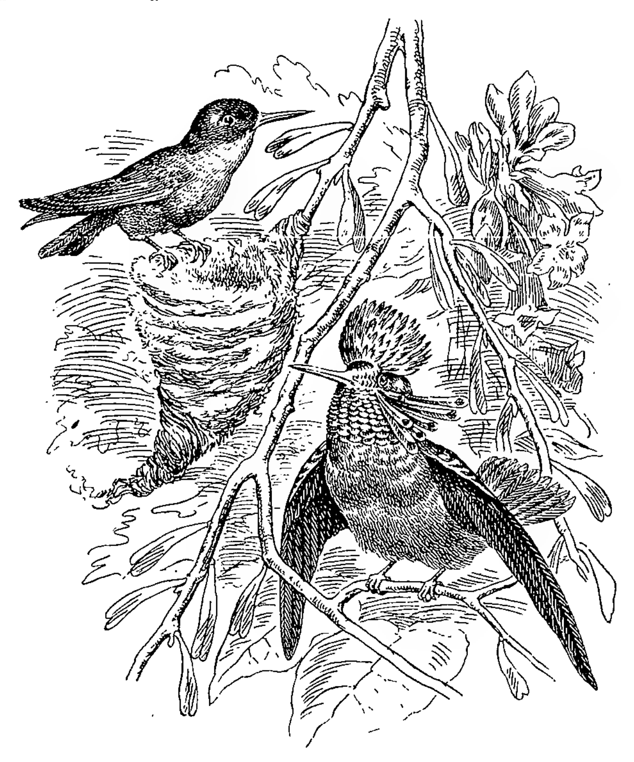


Рис. 72. Половой диморфизм у колибри *Lophornis ornatus*.

Оперение, окраска и движения у самца (внизу) как средство привлечения и возбуждения особей другого пола.

ни с географическим распределением. Индивидуальная окраска самца не имеет в этом случае сама по себе значения видового опознавательного признака. Так как турухтаны токуют всегда коллективно на открытых

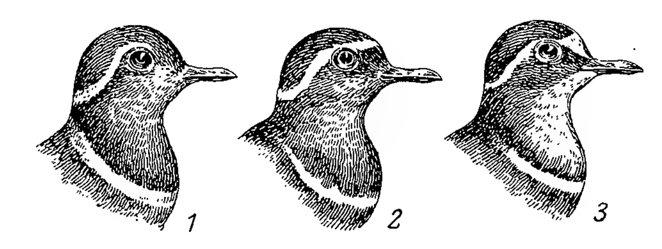


Рис. 73. Распознавательная окраска у африканских ржанок, помогающая особям данного вида находить друг друга.

1 — *Charadrius forbesi*; 2 — *Ch. bifrontatus*; 3 — *Ch. tricollaris*.

местах, то токовище бросается в глаза уже с далекого расстояния как неповторимая, пестрая, подвижная поверхность. Всей своей массой токовище служит опознавательным видовым признаком, весьма эффективно привлекающим самок. Красочность всей картины имеет тем большее значение, что птицы не издают никаких звуков. Здесь особенно ясно видно, что

главное значение имеют пляски и общая картина «боя» как средство, привлекающее самок (и стимулирующее окончательное созревание половых продуктов). Широкий «воротник» и «уши» из перьев брачного наряда являются структурными видовыми признаками самцов, вызывающими уже непосредственно половые рефлексы у самок. Конкуренции самцов может и не быть, так что спаривание становится скорее делом случая, чем выбора. Однако многие куриные — полигамы, и в этих случаях наблюдаются ожесточенные драки между самцами и совершенно явная конкуренция самцов.

У млекопитающих распознавательные отметины в виде окрасок и специфического рисунка не так распространены, как у птиц. Но все же и у них они иногда приобретают значение средств привлечения особей другого пола. В особенности это имеет место у приматов. У лемуров, мартышек, павианов и других обезьян (рис. 75) встречаются и яркие окраски, и особые волосяные образования (борода и усы) как специфические украшения самцов. В других случаях самцы приматов обладают сильно развитым голосовым аппаратом.

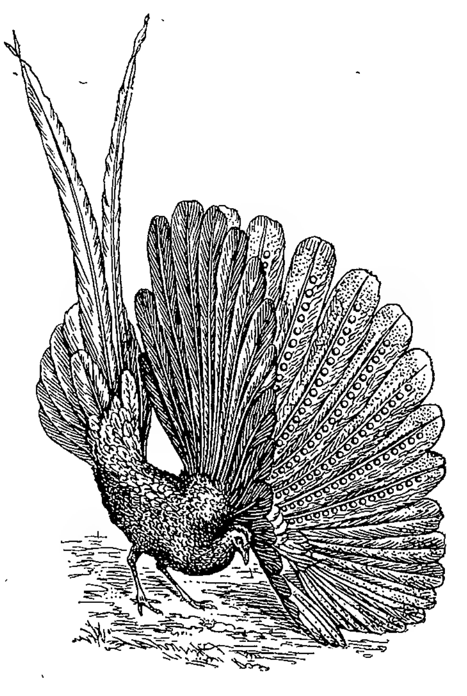


Рис. 74. Токующий фазан-аргус (*Argusianus argus*). (Из Дарвина).

Однако в большинстве случаев млекопитающие пользуются для разыскания особей своего вида, и особенно другого пола, обонянием. Пахучие железы бывают у обоих полов, но обыкновенно развиты гораздо сильнее у самцов. Таковы мускусные и другие железы различных млекопитающих, располагающиеся обычно у половых органов (бобр, мускусная крыса, циветта), иногда на брюхе (мускусная кабарга), на спине (пекари и даманы), по бокам шеи (верблюд) или на голове (серна, козы, антилопы, олени). Выделяемые ими запахи служат не только для привлечения самок, но и средствами их возбуждения. Очевидно, на этой почве возможна известная конкуренция между самцами.

Из рассмотренного материала видно, что совершенно ясная активная половая конкуренция имеется главным образом лишь при полигамии или при численном перевесе особей одного пола (самцов). В этом случае бывают бои самцов из-за самок и несомненна картина типичного полового отбора.

Что же касается предположений о выборе самцов самками, то собственно выбора обычно не имеется, но самка может легче найти самца, обладающего более действенными средствами привлечения (более громким голосом, яркой окраской или сильным запахом). В таких случаях, когда имеется активная конкуренция самцов из-за самок, принимающая острую форму прямой борьбы, а это бывает главным образом у полигамов, мы не можем рассматривать эти отношения как исходные. Первичные соотношения между полами выражаются в их равной численности. Полигамия с резкой конкуренцией самцов всегда представляет явление производное.

Во многих случаях орудия боя, возникая как средство защиты сразу у обоих полов, достигают у самцов большего развития, используются в дра-

ках самцов между собой в период яра и тогда усиливаются под влиянием полового отбора. Возможен и обратный порядок развития.

Нередко хорошо развитые признаки самцов, как например рога полорогих, а иногда и оленей, возникая первоначально у самцов, передаются затем вторично самкам. Например, у самок антилоп наблюдаются все переходы от полного отсутствия рогов до их полного развития, как у самцов. Из оленей только самка северного оленя обладает хорошо развитыми рогами (все же они меньше, чем у самца).

Из этого фактического материала видно, что провести где-либо резкую грань между естественным отбором и половым невозможно. Здесь на самом деле имеется переход одной формы отбора в другую, и только у полигамов качественная специфика полового отбора выражается совершенно ясно. Это понятно, так как все эти органы несут по меньшей мере двоякую функцию.

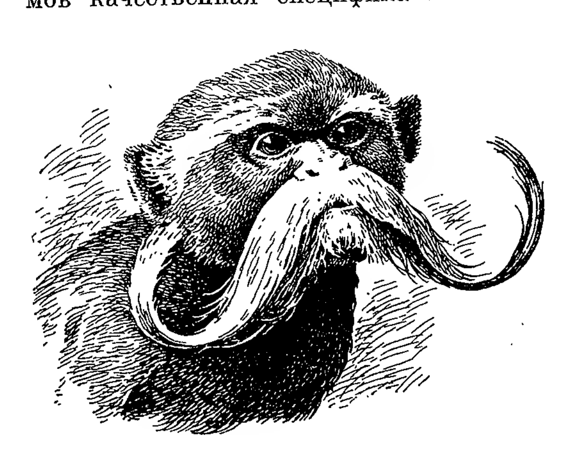


Рис. 75. Орнаменты-«усы» у самца обезьяны *Midas*.

Вооружение самцов, с одной стороны, является средством защиты, развивающимся под влиянием обычного естественного отбора, а с другой стороны, оно представлено орудиями, используемыми в драках самцов между собой и развивающимися под влиянием полового отбора тем сильнее, чем острее конкуренция между самцами (т. е. особенно при полигамии). Такие признаки, как рога копытных, выступают и в роли видовых отличий, позволяющих особям одного вида легко находить друг друга, и, наконец, они же, будучи характерными признаками самца, действуют через орган зрения рефлекторно на половую систему самки и могут быть и с этой стороны объектом полового отбора. Поэтому можно говорить о рогах оленей как об украшениях самцов с таким же основанием, как и о ярких красках самцов у птиц.

Множественность функций распознавательных половых признаков не дает возможности свести их возникновение полностью к одному лишь фактору — половому отбору. Средства привлечения могут возникать первоначально как видовые опознавательные признаки у обоих полов. Основное их значение состоит в обеспечении встречи особей одного вида и предупреждении скрещивания с особями другого вида. В период спаривания они имеют всеобщее значение и включают не только особые отметины в виде характерной окраски, издаваемых звуков или запахов, но и общую форму тела, его размеры и в особенности специфические формы брачного поведения. Они служат средствами для обеспечения встречи особей разного пола, для сформирования пар, для стимуляции созревания половых продуктов и синхронизации процессов возбуждения половых рефлексов, ведущих к копуляции и успешному оплодотворению. Обладая видовой специфичностью, они являются вместе с тем средством половой изоляции между близкими видами. Возникнув у обоих полов, они могут затем получить преобладающее развитие и значение у одного пола.

Обычно резко выделяющиеся признаки развиваются только у самцов, обладающих более активными средствами защиты (так как яркие окраски, сильные запахи и звуки привлекают хищников). У самок они могут вторично исчезнуть и даже замениться покровительственной окраской, или мимикрией. Иногда же они развиваются, наоборот, сильнее у самок, а у самцов вторично редуцируются (что произошло с органами свечения у светляков и с пахучими железами у многих ночных бабочек).

У птиц яркие окраски, а также крики и пение, возникали чаще у обоих полов сразу. Такие признаки развиваются под руководящим влиянием обычного естественного отбора. У самки, нуждающейся в большей защите, они, однако, не достигают такого уровня развития, как у самца, и нередко даже вытесняются средствами пассивной защиты, делающими птицу менее заметной. Самка получает покровительственную окраску и не издает почти никаких звуков. Яркая окраска или пение самца приобретают значение полового признака, привлекающего самок и вызывающего у них проявление половых рефлексов. В этом случае возникают элементы конкуренции: раньше спариваются самцы, обладающие более эффективными средствами возбуждения, и более возбудимые самки. Более раннее выведение потомства нередко ставит последнее в более благоприятное положение (оно ранее других использует весенние корма, раньше развивается и встречает зиму более окрепшим). Естественный отбор здесь совершенно незаметно переходит в отбор половой. Элементы конкуренции между самцами значительно возрастают при полигамии, и тогда половой отбор принимает совершенно ясные формы.

Таким же путем возникали и пахучие железы у обоих полов млекопитающих.

Распознавательные половые признаки в виде ярких окрасок птиц или самцовых украшений млекопитающих (например, у обезьян) могли, однако, возникнуть и сразу у одного из полов. В этом случае можно говорить о половом отборе как о частной форме естественного отбора, ведущей к развитию вторичных половых различий. Однако несомненно, что и здесь всегда сказывается значение и обычных форм естественного отбора, так как такие признаки неизбежно приобретают сразу же и значение видовых отметин. Усиление значения последних может привести и к вторичному переносу полового признака самца на самку. В этом случае может произойти даже полное уничтожение вторичных половых различий. Тогда говорят о вторичном мономорфизме полов.

В общем, картина истории развития вторичных половых признаков довольно сложная. Сложность эта объясняется реальной сложностью соотношений между организмом и средой, при которой интересы размножения не всегда совпадают с интересами жизни отдельной особи. Невозможно провести резкую грань между половым отбором и естественным. Однако одна из форм многообразного в своих выражениях естественного отбора особенно выделяется своим качественным своеобразием и получила название полового отбора. Последний действует иногда вопреки обычному естественному отбору на жизнеспособность особи в данных условиях существования. Все же это не дает нам права противопоставлять половой отбор естественному как особый фактор эволюции (противоречия бывают и между иными формами естественного отбора, например при индивидуальном и групповом соревновании).

Половой отбор есть частная форма естественного отбора, приводящая к более или менее резкому расхождению в опознавательных признаках самца и самки. Первоначально такие признаки развиваются под влиянием обычного естественного отбора как средства, облегчающие встречу разнополых особей одного вида и предупреждающие скрещивание с особями другого вида. Изменение таких видовых признаков по полам ведет к более легкому распознаванию особей другого пола того же вида. С этими признаками связывается также стимуляция полового цикла самки,

синхронизация поведения и проявления рефлексов спаривания. При наступлении такой дифференцировки опознавательные признаки становятся уже объектом полового отбора, так как особи с более резко выраженными половыми признаками легче привлекают особей другого пола, успешнее спариваются и оставляют потомство. Совершенно отчетливая конкуренция самцов и ясный половой отбор наблюдаются у полигамов.

5. ПРОБЛЕМА ОРГАНИЧЕСКОЙ ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТИ

Так как естественный отбор действует путем конкуренции, то он приспособляет и совершенствует обитателей каждой страны только по отношению к другим ее обитателям; поэтому нам нечего удивляться тому, что виды какой-либо страны, хотя они с обычной точки зрения созданы и специально приспособлены для этой страны, побеждаются и вытесняются натурализованными организмами других стран. Не следует изумляться и тому, что все приспособления в природе, насколько мы можем судить, не абсолютно совершенны, как например человеческий глаз, или что некоторые из них не соответствуют нашему представлению о приспособленности.

Ч. Дарвин.

Цветок и пчела будут одновременно или последовательно медленно изменяться и приспособляться друг к другу самым совершенным образом, путем непрерывного сохранения всех особей, представляющих в своем строении незначительные взаимно полезные уклонения.

Ч. Дарвин.

История проблемы

Факт целесообразности строения и реакций нашего собственного тела, организации животных и растений и всеобщая «гармония» их соотношений издавна обращали на себя внимание человека. По религиозным верованиям весь мир со всеми населяющими его существами сотворен богом. Соответственно этим креационистским представлениям вся гармония окружающей природы, так же как и целесообразность организации живых существ, и прежде всего целесообразность организации человека, венца творения, для которого и создан этот прекрасный мир, полностью объясняется творческой волей божества. Такие представления можно назвать теологическими (θεος — бог). Всеобщая гармония природы считалась вплоть до начала прошлого века доказательством бытия божия. Казалось совершенно ясным, что каждый организм занимает свое определенное место в гармонии природы, и в этом видели цель его сотворения. Вместе с тем любой орган или часть сложного организма выполняет определенную функцию, имеет как бы определенное назначение, существует для чего-то, и в этой роли органа можно видеть смысл его существования или цель его сотворения. Такие представления можно назвать в равной мере и телеологическими (τέλος — цель).

По мере развития научного исследования человечество отходило от этих примитивных взглядов, но не порывало окончательно с религией. Существование неисчислимого разнообразия органических форм делало совершенно невероятными верования в создание особым актом творения каждого отдельного вида организмов. Кроме того, уже очень давно была установлена постоянная изменяемость всего сущего (еще у греков: πάντα ρει — «все течет» — Гераклита). Поэтому часто переходили к представлению о том, что окружающие нас предметы и существа не прямо созданы как таковые, а являются результатом развития по определенным законам. Творцом создан известный «порядок», регулируемый этими естественными законами, и, следовательно, божество является лишь косвенно создателем всего сущего. Это — деистические представления. Деизм искал причины развития в естественных законах и не допускал непосредственного вмешательства божества в явления природы. Поэтому деисты рассматривали процессы, протекающие в природе, так же как материалисты. И однако это еще не означает разрыва с телеологией, так как обычно принималось существование двоякого рода причинности: 1) причины действующие (causa efficiens), стоящие в начале явления, и 2) причины конечные (causa finalis), или цели, стоящие в конце явления и дающие ему направленность к творческому финалу.

Телеологические представления в той или иной форме столь упорно держались и даже держатся до сих пор в биологии, что с их историей следует ознакомиться несколько более обстоятельно. Основателем телеологии считают еще греческого философа Анаксагора (500—428 гг. до н. э.), который полагал, что все сущее развилось из первоначального хаоса под управлением высшего разума. Уже Демокрит (460—360 гг. до н. э.) восставал против телеологии, признавая существование одной лишь причинной закономерности, или необходимости.

В применении к миру организмов телеология получила свое полное выражение у Аристотеля (384—322 гг. до н. э.). Аристотель признает некоторую постепенность в развитии природы. Неорганическая материя получает известное оформление и путем преобразования переходит в материю органическую. При этом ничто не происходит случайно; все подчинено известной цели, которая поставлена разумом — первой причиной всех вещей. Таким образом, цель направляет движение материи. Вместе с тем эта цель органически связана с материей и не может существовать вне последней. Организмы развиваются поэтому в силу вложенного в них самих стремления к известной цели. Отсюда название «энтелехия» как сокращенное ἐν αὐτό το τέλος ἔχειν — иметь цель в самом себе.

Представления Аристотеля имели большое влияние на дальнейшее развитие науки, вплоть до прошлого века. Достаточно сказать, что взгляды Кювье развились под огромным влиянием философских воззрений Аристотеля. Его «принцип условий существования» является телеологическим принципом. Вся организация живых существ создана ради этих условий. Познание отправлений органов, т. е. того, ради чего они существуют, является для Кювье основной задачей научного исследования. Вместе с тем «всякое организованное существо образует целое, единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг другу и содействуют путем взаимного влияния одной конечной цели».

Против телеологических представлений Кювье восставал Ж. Сент-Илер, доказывавший, что организация любого существа есть результат его преобразований, а единство плана строения есть результат единства происхождения (а не единства цели).

И Ламарк в построении своей теории эволюции ищет движущие причины развития органического мира. Он находит их в конце концов во «флюидах», проникающих в тело организма из внешней среды. Флюидами в то время называли тонкие, подвижные и активные «жидкости», легко проникающие из одного тела в другое. Это понятие напоминает современное понятие об энергии. Соответственно рассуждения Ламарка как будто материалистичны и не содержат явных телеологических тенденций. Однако, как правильно отметил Ф. Энгельс, признание внутренней цели является все же сущностью воззрений Ламарка. Как сторонник деистической концепции, Ламарк верит в создание особого «естественного порядка», известной «гармонии природы». В понятие предустановленной гармонии входит и признание некоторой изначальной целесообразности как существенного элемента этой гармонии.

В самом деле, учение о последовательной градации форм предполагает развитие на основе изначального «закона», выражающегося в стремлении к совершенствованию как цели этого развития.

Кроме того, и это еще важнее, известные законы Ламарка построены на том же принятии изначальной целесообразности реакций (см. гл. II, *1*).

Теория эволюции должна объяснить происхождение целесообразных реакций, а поэтому не может исходить из факта их существования. Выведение целесообразности организации из целесообразности реакций — тавтология, а не объяснение. Между тем во всех течениях ламаркизма заключается (обычно молчаливое) признание изначального характера целесообразности реакций. Таким образом, в ламаркизме всегда имеются в скрытой форме телеологические и, следовательно, идеалистические представления. В этом отношении не может быть никакого компромисса дарвинизма с ламаркизмом.

Материалистическая (механистическая) оценка целесообразности органических форм ведет свое начало также от древних греков. Эмпедокл (485—425 гг. до н. э.) полагал, что первоначально из земли возникли разрозненные органы, которые путем случайного соединения образовали различные более или менее чудовищные тела. Однако все нежизнеспособные чудовища гибли, а сохранялись лишь те сочетания, которые случайно оказались гармоничными по строению и жизнеспособными. Эта же точка зрения была воспринята и разработана глубже величайшим философом-материалистом древности Демокритом (460—360 гг. до н. э.). В этих взглядах ясно видны зародыши будущей теории естественного отбора. Они же были восприняты римским философом и поэтом Лукрецием Каром (95—55 гг. до н. э.) и изложены в его замечательной поэме «О природе вещей».

В дальнейшем мы находим кое-какие элементы теории естественного отбора, и, следовательно, материалистического анализа проблемы целесообразности (вскрываемой в соотношениях организма со средой) еще только у некоторых французских философов-материалистов XVIII в. (Ламетри, Дидро) и у некоторых натуралистов (Бюффон). Однако во всех этих случаях мы имеем дело с механистическим материализмом. Формы рассматриваются как данные (в результате самозарождения), т. е. статически, а не в процессе их развития. Интересно, что сходные взгляды возродились много позднее в генетике. По автогенетическим представлениям, нашедшим свое завершение в теории преадаптации (предварительного приспособления), организация дана заранее и естественный отбор играет лишь роль решета, отсеивающего наиболее пригодные, наиболее гармоничные формы.

Только Ч. Дарвину принадлежит честь полного разрешения проблемы на основе строго научного исследования и в связи с общей проблемой эволюции органического мира.

Философы-материалисты (механисты) мыслили себе отбор случайно гармонических комбинаций среди множества готовых самозародившихся форм. Между тем у Дарвина сами эти формы развиваются и естественный отбор является фактором творческим, определяющим это развитие. Поэтому только у Ч. Дарвина проблема органической целесообразности получает правильное освещение и разрешается одновременно с установлением движущих сил эволюционного процесса. Классики марксизма и видели основную заслугу Ч. Дарвина в том, что он, вскрыв законы развития органического мира и разрешив проблему органической целесообразности, дал науке возможность раз и навсегда покончить с телеологическими установками в биологии.

И однако нараставшая в буржуазных странах реакция вызвала новую волну антидарвинистических течений и вместе с тем привела к возрождению телеологии. Не говоря уже о скрытой телеологической установке, присущей всем неоламаркистским теориям, телеология возродилась и в совершенно откровенном виде в неовитализме (энтелехия Дриша, H. Driesch), и в новейших эволюционных построениях (холизм, протерогенез и др.) некоторых биологов западных стран. Естественные факторы эволюции вновь заменяются «направляющим принципом» и «творческой идеей».

Относительная приспособленность организмов по Дарвину

По Дарвину, целесообразность строения и функций организма выражается в его приспособленности к определенным жизненным условиям, т. е. к факторам определенной внешней среды. Таким образом, эта целесообразность имеет лишь относительное значение, она выражается лишь в соотношениях организма с данной внешней средой и в соотношениях частей внутри организма. Кроме того, она есть результат развития организма в определенной внешней среде, результат развития известных соотношений с разнообразными ее элементами.

Чтобы это было яснее, рассмотрим, в чем выражается целесообразность строения и функций различных организмов.

Приспособленность в соотношениях организма с физическими факторами внешней среды. Приспособленность к физическим условиям внешней среды выражается нередко уже в общей форме тела. При этом сразу выявляется, что не сама внешняя среда определяет форму тела, а именно только соотношения между организмом и средой. Так, например, водные животные имеют самые различные формы, и это определяется образом жизни, способом плавания, способом питания и т. д.

Быстро плавающие нектонные рыбы имеют веретеновидную форму тела (рис. 158), медленно плавающие могут иметь плоскую и даже лентообразную форму. Донные рыбы имеют приплюснутую форму. Хищники, ловящие добычу коротким, быстрым ударом, имеют нередко стреловидную форму и соответствующее распределение плавников (симметричное противостояние анального и спинного плавников). Прибрежные рыбы, держащиеся среди рифов, имеют высокое тело, способное к быстрым поворотам, а планктонные формы могут иметь тело почти шарообразное. Приспособленность формы тела к передвижению в воде всегда отражает сложившиеся соотношения со средой именно при данных жизненных условиях. Совершенно различны и приспособления пресноводных животных к стоячей воде или к текучей, и притом различны также в зависимости от способности самого организма к активному движению.

Планктонные организмы, обладающие лишь слабыми средствами активного движения, поддерживаются взвешенными в воде благодаря различнейшим приспособлениям. Иногда это — гидростатические аппараты в виде воздушной камеры или капелек жира; чаще — всевозможные выросты, увеличивающие сопротивление воды при оседании и делающие возможным парение в воде (рис. 76). В некоторых случаях — это приспособления, подвешивающие организм к поверхностной пленке.

В высшей степени разнообразны приспособления наземных животных к передвижению по суше, и это разнообразие вовсе не определяется разнообразием самой почвы, а именно различным отношением организма к этому субстрату. Оно определяется в основном самим организмом и его потребностями, а также всей суммой жизненных условий. Поэтому бег рептилии, бег птицы и бег млекопитающего имеют совершенно различный характер. С другой стороны, приспособления к ползанию, бегу, лазанию, рытью выражают также различные отношения организма к субстрату, по которому он передвигается. Весьма разнообразны и приспособления к планированию и летанию у рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, и в этом разнообразии выражается разнообразие соотношений между организмом и воздушной средой. И, конечно, все эти приспособления мо-

гут быть использованы именно только в данной, естественной для этого животного обстановке. Копыта горных коз при их быстром изнашивании растут очень быстро, и это весьма целесообразно. Однако с переходом коз в долину, на мягкую почву, быстрый рост копыт приводит даже к затруднению передвижения, так как они деформируются и становятся слишком массивными.

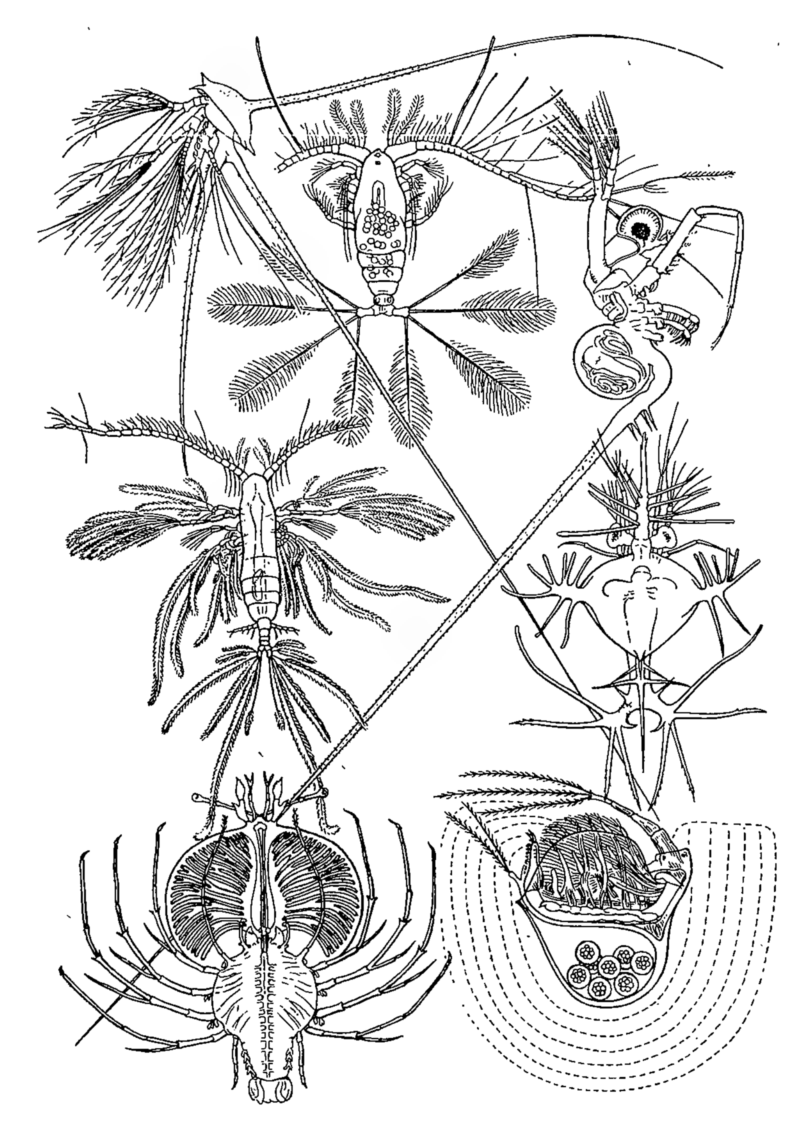


Рис. 76. Приспособление планктонных животных к парению в воде путем увеличения поверхности тела.

Приспособленность организма к внешней среде выражается, конечно, не только в дефинитивной фазе зрелого организма. Она касается всех стадий развития начиная уже с половых клеток, зародыша и личинки. Сперматозоиды животных обладают свободной подвижностью в жидкой среде определенного состава, в которой происходит оплодотворение. Споры и пыльца растений имеют нередко приспособления для пассивного переноса ветром. Многие яйца и личинки морских животных, в том числе рыб, взвешены в воде и обладают резко выраженными особенностями

планктонных организмов. Нередко личинки живущих на суше насекомых развиваются в воде и обладают целой серией приспособлений для этой жизни.

Семена растений очень часто приспособлены для широкого распространения ветром: различные метательные снаряды выбрасывают их из зрелого плода, а крылообразные выросты или более сложные летучки поддерживают их в воздухе и способствуют переносу ветром на значительное расстояние (рис. 77). Целесообразность и здесь выражается в соотношениях между строением плода и семян и свойствами воздушной среды.

Мы разобрали ряд особенно наглядных приспособлений довольно, казалось бы, поверхностного характера. Однако приспособленность организма к той или иной среде выражается во всей его структуре и во всех, даже наиболее интимных, его функциях. Так, например, органы дыха-

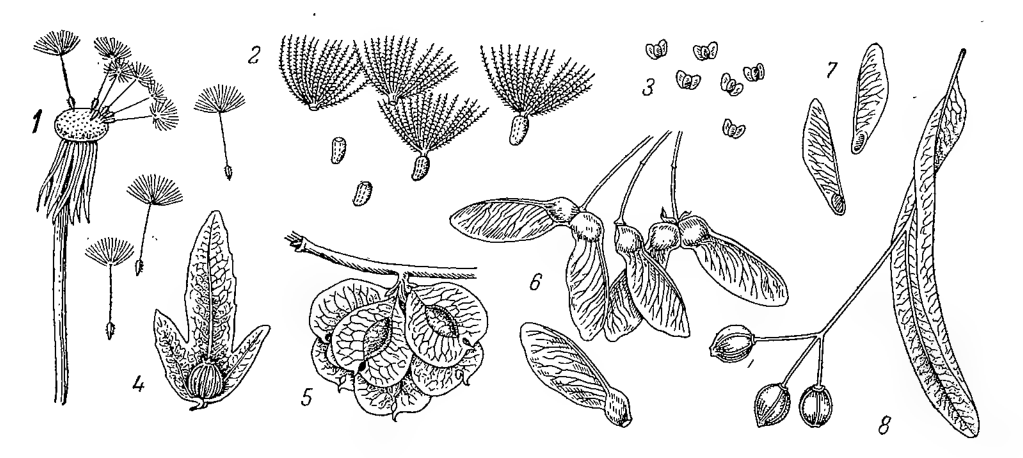


Рис. 77. Приспособление семян к переносу ветром (летучие семена, плоды и соплодия).

Плоды: *1* — одуванчика, *2* — татарника, *3* — березы, *4* — граба, *5* — вяза, *6* — клена, *7* — семена сосны, *8* — соплодия липы.

ния водного животного и его кровь не только приспособлены к водной жизни, но еще и специально к воде с определенным солевым режимом (морской, опресненной или пресной), вне которого они не могут функционировать.

Приспособленность в соотношениях организма с биотическими факторами внешней среды. Мы уже ранее рассмотрели различные формы целесообразных окрасок, рисунка и формы как средства пассивной защиты организма в данной среде, к которой он и приспособлен. Всякая покровительственная окраска не имеет никакого значения вне этой специальной среды. Самая совершенная окраска и рисунок бабочки под цвет коры деревьев не дает ей никакой защиты в траве или в листве деревьев. С другой стороны, и на стволе дерева защита вовсе не безусловна. Точно так же и яркие предупреждающие окраски иммунного животного хотя и служат средством защиты от бесполезных нападений хищников, но и эта защита, конечно, не является безусловной. Явления мимикрии представляют также средства защиты, имеющие лишь относительное значение. Они действительны лишь в известных условиях — в сообществе тех иммунных форм, которым данные животные подражают. Однако и здесь эта защита имеет лишь относительное значение. Она действительна по отношению к одним организмам и может не иметь никакого значения по отношению к другим. Так, например, мухи и бабочки, подражающие осам и пчелам, получают благодаря этому известную защиту — большинство птиц

не трогает ни ос, ни пчел. Однако известны птицы, которые едят и ос и пчел, а следовательно, и их имитаторов.

Панцири и колючки служат нередко прекрасным средством защиты от одних животных и не имеют никакого значения для защиты от других. Точно так же и ядовитые железы не имеют значения абсолютных средств защиты. Даже яд змей оказывается для некоторых животных безвредным: птица-секретарь и обыкновенный еж без вреда поедают ядовитых змей.

Средства активной защиты (челюсти, зубы, рога и т. п.), будучи вполне эффективными по отношению к одним хищникам, могут оказаться совершенно бесполезными в борьбе с другими, более вооруженными. Наоборот, разнообразные орудия нападения и другие приспособления для добывания и захватывания животной пищи (органы чувств, органы движения, хватания и разрывания), вполне действенные для добывания одних организмов, оказываются совершенно непригодными для других. Средства, эффективные в одной обстановке, могут оказаться совершенно неприменимыми в другой. Это подтверждает общее положение об относительном значении любого приспособления, выражающего лишь определенные, исторически установившиеся соотношения.

Чрезвычайно разнообразны и нередко крайне специализированы органы питания. Пассивное питание планктоном обеспечивается у беззубых китов существованием сложно построенной цедилки. Это приспособление имеет свой смысл только при этом питании. Питание насекомыми вызвало к жизни весьма различные приспособления у амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Эти приспособления могут иметь весьма специальный характер, например у хамелеонов (рис. 93), у которых они могут быть использованы только в обычной для них обстановке. Приспособление копытного млекопитающего к травоядному питанию отражается, собственно, на всей организации и прочно связывает животное с данным родом питания и данной жизненной обстановкой. Постоянный рост резцов у грызунов представляется весьма целесообразной особенностью, однако это лишь приспособление к своеобразному питанию. Если крысу держать на мягкой пище, то резцы, не изнашиваясь, вырастают до таких размеров, что делают питание невозможным. Рано или поздно крыса гибнет от голода. Иногда резцы прорастают в противоположную челюсть.

Приспособления паразита к жизни в теле хозяина достигают нередко крайних степеней специализации, так что ни в каком ином хозяине паразит существовать не может. Все его приспособления сохраняют свое значение только в одной обстановке — в теле определенного хозяина. Приспособления касаются различных стадий развития, которые могут протекать при явлениях смены хозяев.

Интересны и приспособления растений к распространению их семян через посредство животных. С одной стороны, это ягоды, поедаемые животными (семена рассеиваются затем животными вместе с экскрементами), с другой — плоды или семена, снабженные крючочками, при помощи которых они цепляются за шерсть млекопитающих и разносятся последними (рис. 78).

Взаимная приспособленность организмов. Выше приводились некоторые примеры приспособления организмов к органическим факторам окружающей среды. В сущности, мы видим почти всегда более или менее ясно выраженное приспособление любого организма к жизни в определенном биоценозе. Однако иногда особенно ярко бывает выражено взаимное приспособление двух организмов друг к другу, и как раз эти соотношения имеют особое значение как доказательства правильности дарвиновской теории естественного отбора.

Яркими примерами такого взаимного приспособления организмов служат явления симбиоза. В качестве таковего можно привести сожительство

между раком-отшельником и актинией (рис. 79). Сожительство это поддерживается соответственными инстинктами, заставляющими рака находить подходящую для себя раковину и актинию, которую он берет клешней и сажает к себе на раковину. Рак перемещает актинию, но зато пользуется ее защитой и отбросами. Особенно тесно сожительство между грибом и водорослью в лишайниках. Все формообразование этих комплексных организмов определяется грибом, но обеспечивает ассимиляцию водоросль. Взаимные приспособления связывают определенные виды, и их существование определяется именно этими соотношениями.

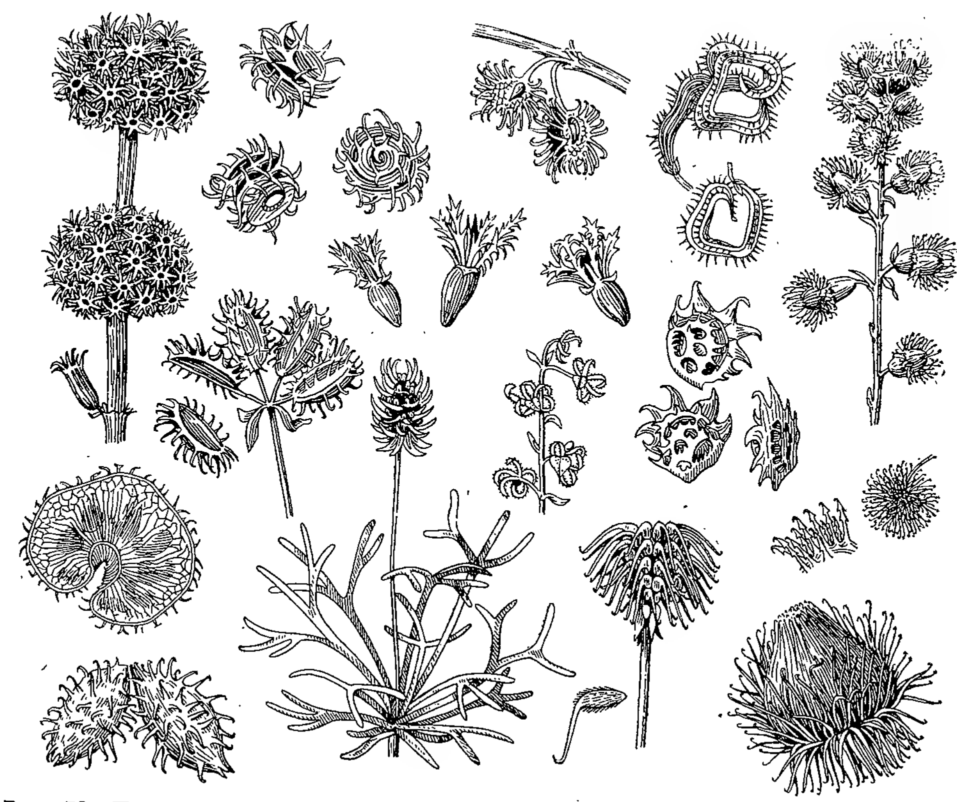


Рис. 78. Приспособление семян и плодов для распространения млекопитающими.

Однако наиболее ярки все же взаимные приспособления растений и насекомых (рис. 69). Мы уже видели (стр. 96—97), что само образование ярких и пахучих цветов, обладающих нектарниками, связано с приспособлением насекомых к их посещению. Насекомые собирают нектар с цветов и производят таким образом перекрестное их опыление. Во многих случаях эти взаимные приспособления столь специализированы, что определенные цветы доступны лишь для посещения определенным видом насекомых. С другой стороны, и поведение насекомых часто весьма специализировано, так что особи определенного вида посещают лишь определенные цветы. Здесь опять совершенно ясно, что известные структуры целесообразны не сами по себе, а только в определенных соотношениях, выражаемых в данном случае взаимным приспособлением двух видов организмов.

Взаимные приспособления могут быть выражены и между разными особями одного вида, создавая целесообразную специализацию и разделение труда между ними. Таково значение полиморфизма у пчел, термитов (рис. 80) и муравьев, у которых имеются особи, специализировавшиеся на функциях размножения, в то время как у других самок этих видов поло-

вые органы не развиваются и они специализировались как «рабочие» различного типа, приспособленные для несения совершенно определенных обязанностей — защиты колонии («солдаты»), заготовки продовольствия, ухода за молодью и т. п. Разделение труда может идти у некоторых муравьев в высшей степени далеко, приводя к весьма глубоким приспособлениям для выполнения определенной работы. Однако каждая такая особь связана в своей жизни с определенно организованной колонией. Нередко, например, развитые самки и самцы не могут даже самостоятельно питаться — их кормят «рабочие». Сами рабочие обладают приспособлениями, имеющими смысл только при жизни в колонии и направленными на благо всей колонии. Таковы, например, щеточки для собирания пыльцы у рабочей пчелы, зоб для собирания нектара. И то и другое имеет смысл только для колонии, так как и пыльца, и мед служат запасами продовольствия для питания личинок. То же касается и восковых желез, нужных при постройке сот.

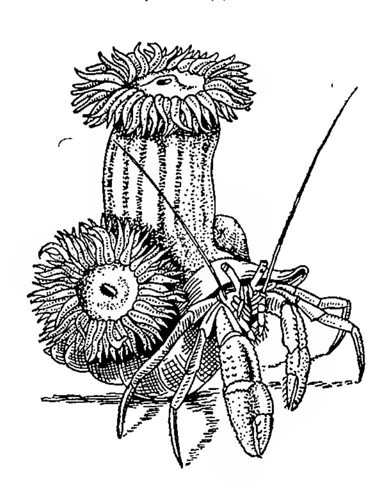


Рис. 79. Рак-отшельник и актинии. Пример симбиоза.

Взаимность приспособления выражается и в половых различиях. Половой диморфизм как в первичных, так и во вторичных половых признаках обладает яркими чертами этой взаимной приспособленности. Здесь вся система признаков одного пола имеет значение приспособления для подготовки и реализации полового акта с особью другого пола того же вида. Вне этого определенного соотношения все эти приспособления лишаются всякого смысла и никакого применения иметь не могут. Это касается даже самого оплодотворения, которое при наличии определенной морфофизиологической дифференцировки половых клеток нормально возможно лишь между яйцом и сперматозоидом одного вида организмов.

Взаимность приспособлений характеризует и соотношения между взрослой особью (обычно самкой) и ее потомством в виде откладываемых яиц, зародышей или даже детенышей. Все приспособления, выражающие различные виды заботы о потомстве, имеют такой взаимный характер.

Строение плаценты, имеющей двойное происхождение за счет тканей матери и зародыша, приспособления к акту сосания молока из млечных желез матери, соответствующие инстинкты у матери и детеныша могут служить иллюстрацией этой взаимной приспособленности у млекопитающих.

Приспособленность в реакциях организма, его инстинктах и поведении. В реакциях организма и в его инстинктах также выражается наследственная приспособленность его к совершенно определенной обстановке. Мы уже при рассмотрении защитных окрасок насекомых указывали, что все они могут дать более или менее реальную защиту лишь при наличии инстинктов, которые заставляют насекомое в минуту опасности принимать определенную позу на соответствующих объектах. Только при соблюдении этих условий насекомое действительно становится незаметным. Сами по себе, без данной окраски животного или без наличия подходящего фона, эти инстинкты, конечно, никакой защиты не дают: наоборот, они были бы скорее вредны. Таким образом, и инстинкты являются приспособлением лишь при наличии известных соотношений между организмом и средой. При иных соотношениях они теряют все свое значение.

Когда насекомое летит на свет, то это вполне целесообразная реакция

в естественной для него обстановке. Однако, когда насекомое попадает в искусственную обстановку, созданную человеком, и летит на пламя свечи, то эта же реакция оказывается гибельной. Известно множество таких ошибок инстинктов при переносе животного в чуждые ему условия существования.

Реакции в виде более или менее сложных рефлексов и инстинктов оказываются прирожденными и наследственными. Они развились при определенных соотношениях организма с внешней средой, так же как и морфофизиологические признаки. Дарвин рассматривает вопрос о происхождении

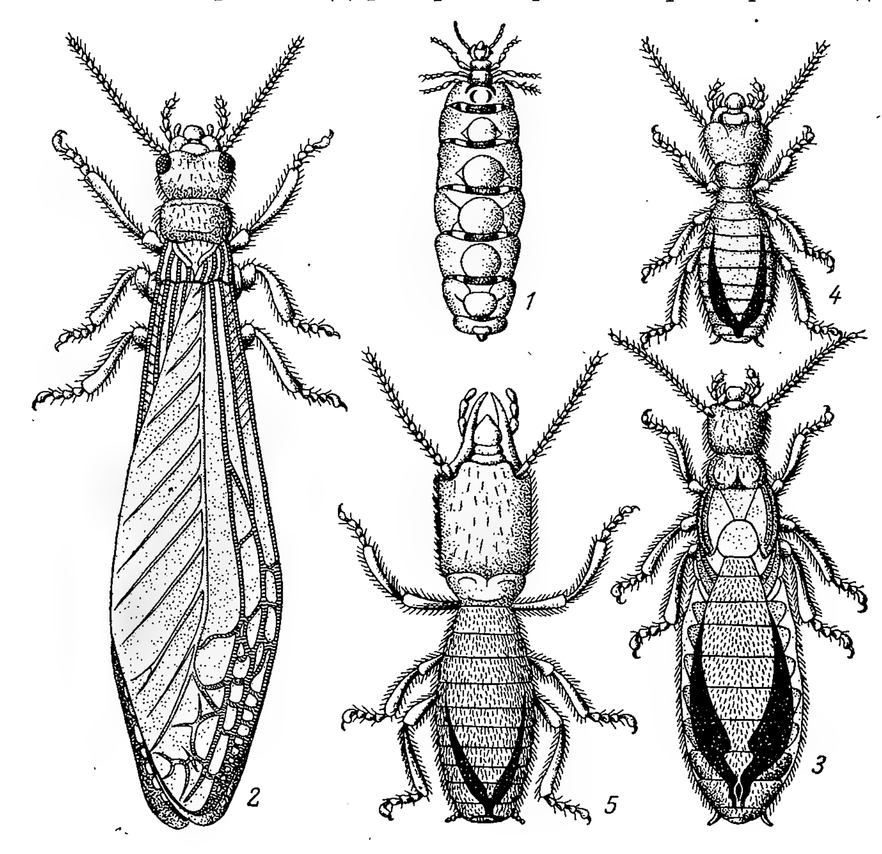


Рис. 80. Полиморфизм у термитов *Termes lucifugus*.

1 — кладущая самка; *2* — крылатая фаза (половая особь); *3* — добавочная половая особь; *4* — рабочий; *5* — солдат. *1* — 1/2 нат. вел.; *2—5* — сильно увеличены. Пример внутривидовой дифференциации особей, связанной с взаимным приспособлением различных форм.

инстинктов и показывает на различных примерах, как они развивались путем постепенного совершенствования.

Можно указать на существование промежуточных ступеней, ведущих от весьма несовершенного строительного инстинкта шмелей, строящих отдельные, очень неправильные восковые ячейки, к несколько более совершенной работе мексиканской пчелы (*Melipona domestica*) и, наконец, к удивительной точности инстинктов нашей домашней пчелы, строящей соты из правильных шестигранных призм.

Дарвин показывает также постепенность развития своеобразного инстинкта, заставляющего кукушку подбрасывать яйца в чужие гнезда. Вместе с тем он убедительно доказывает, что инстинкты не могли развиться в результате унаследования привычек. Ведь самые замечательные ин-

стинкты муравьев и пчел свойственны рабочим, а не самцам и не плодущим самкам. Если бы рабочие, т. е. бесплодные самки, и могли совершенствовать свои привычки, то они не могли бы передать свои приобретения потомству именно потому, что они бесплодны. Рабочие получают свои инстинкты по наследству от родителей — особей, способных давать потомство, но такими инстинктами не обладающих и поэтому не могущих приобрести и совершенствовать привычки, которые ими не могут быть использованы. Поэтому целесообразные реакции и инстинкты могли быть приобретены лишь путем естественного отбора и накопления слабых наследственных изменений в реакциях и рефлексах данного организма, передаваемых самцами и самками и реализуемых нередко лишь в других особях (бесплодных рабочих).

Взаимная приспособленность органов и функций в пределах самого организма и во внутренней структуре органов. Целесообразность во внутреннем строении организма выражается во взаимной приспособленности частей и функций, т. е. в целостности всей организации. Любой сложный организм представляет собой дифференцированное целое. Его расчленение определяется физиологическим разделением труда, связанным со специализацией органов и с его функциональным объединением в одно согласованное целое.

Обособление частей связано с их объединением на основе взаимного приспособления. Обособление органов пищеварения, выделения, дыхания означает сосредоточение этих функций, необходимых для всего организма, в отдельных его частях. Тем самым другие части ставятся в отношении этих функций в подчинение к специализированным органам. Все функции, следовательно, должны быть в точности согласованы. Это согласование производит впечатление чудесной целесообразности организации. Но эта целесообразность выражается и здесь главным образом в соотношениях, во взаимозависимостях частей, а не в функции отдельного органа.

Однако с точки зрения выполнения известной частной функции и отдельный орган обнаруживает целесообразность своего внутреннего строения. Нас поражает, например, необыкновенная целесообразность устройства органов чувств, в особенности строение глаза. Целесообразность и здесь выражается во внутренней приспособленности частей — роговицы, хрусталика, зрачка, ретины, которые только совместно, при строго определенных условиях, отвечают своему назначению. И здесь мы встречаемся с целесообразностью, ограниченной строго определенными соотношениями. К этому следует прибавить, что эти соотношения даже для такого органа, как глаз, весьма далеки от совершенства. На крайнее несовершенство нашего глаза обратил внимание известный физик Г. Гельмгольц, указавший на существование множества дефектов, не допустимых с точки зрения физики для хорошего оптического прибора.

Можно указать на ряд замечательных механических структур, как например строение хвостового плавника кита с весьма рациональным расположением волокон или строение контурного пера птицы — очень легкой и прочной воздухоупорной механической структуры. Особенно интересна тонкая структура губчатого вещества кости. В длинных костях со своеобразными условиями нагрузки, как например в бедренной кости человека (рис. 81), в которой ось суставной головки образует значительный угол с длинной осью самой кости, можно установить и весьма своеобразное расположение костных пластинок. И в этом, и в других случаях костные пластинки располагаются по линиям максимального сжатия и натяжения при данных условиях нагрузки. Целесообразность этого расположения, вполне согласного с механическими расчетами, сохраняет свое значение исключительно при данных нормальных условиях нагрузки. При иных условиях весь смысл такой структуры совершенно теряется.

Многочисленные примеры таких «функциональных» структур дают нам хитиновые части конечностей и особенно ротовых органов насекомых. В частности, можно отметить целесообразную приспособленность челюстей к несению различных специальных функций у рабочих (и солдат) термитов и муравьев. И здесь приходится повторить то, что было сказано в отношении их инстинктов. Все эти приспособления могли развиться лишь путем естественного отбора наиболее выгодных при данных условиях изменений в ротовом аппарате, но ни в коем случае не под непосредственным влиянием функции, так как результаты этого влияния не могли быть переданы потомству в силу бесплодности рабочих особей муравьев и термитов.

Целесообразность, выражающаяся в борьбе организма с вредными влияниями (болезнями, паразитами, повреждениями). Организмы обладают в более или менее значительной степени способностью сопротивляться инфекции или проникновению паразитов (фагоцитоз подвижных клеточных элементов; образование различных антител в ответ на проникновение микроорганизмов, чуждых белковых веществ и токсинов; реакции местного воспаления тканей). Во многих случаях организм не только способен к реакции заживления ран, но даже в состоянии восстановить утраченную часть тела или органа. Иногда из сравнительно небольшой части организма может восстановиться целый организм. Часто наблюдается также компенсаторное разрастание известного органа при повреждении его антимера или метамера. Так, например, и у человека известно компенсаторное развитие оставшейся почки при оперативном удалении больной. Все это производит впечатление удивительной целесообразности. Однако некоторые защитные реакции организма принимают при болезнях столь бурное течение, что сами по себе угрожают жизни. Так, например, повышение температуры тела у человека есть показатель интенсивной борьбы с болезнью, однако само это повышение может привести к смерти. Точно так же и местные воспалительные процессы хотя и являются защитной реакцией, но могут при слишком бурном течении привести к отравлению всего организма.

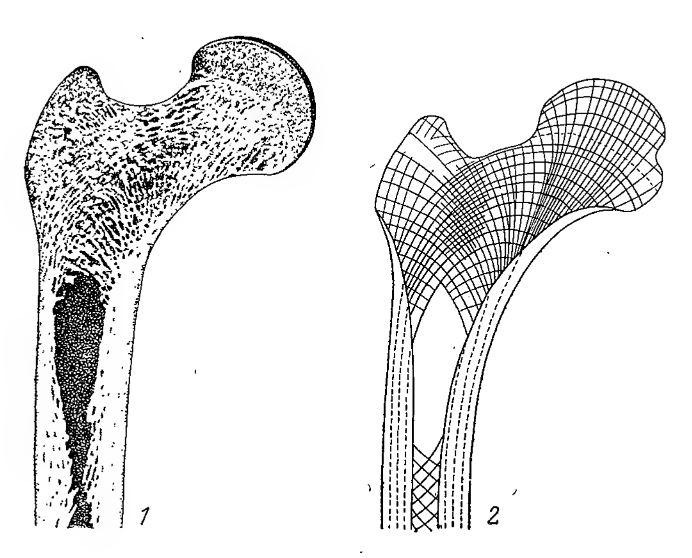


Рис. 81. Функциональная структура кости.

1 — распил, показывающий тонкое строение верхней части бедренной кости человека; 2 — расположение костных пластинок по линиям максимального механического напряжения.

Процессы регенерации производят особенно большое впечатление своей кажущейся исключительной целесообразностью. Однако нередко они приводят к развитию бесцельных или даже вредных образований. Известно, что в некоторых случаях у раков вместо удаленного стебельчатого глаза вырастает излишняя антенна. Вместо антенны иногда вырастает лишняя конечность. Хвостатые амфибии дают ряд классических примеров высокой регенерационной способности; повреждения конечностей приводят нередко к образованию добавочных конечностей, двойниковых и множественных уродств. Повреждение позвоночника приводит к развитию хвостообразного выроста. Ничего целесообразного в таких реакциях нет. Реакция имеет целесообразный характер лишь в некоторых совершенно определенных условиях.

Целесообразность в способности к индивидуальному приспособлению. Эта «функциональная» целесообразность была положена Ламарком и его последователями в основу понимания приспособленности организма вообще. Она выражается в многочисленных формообразовательных и физиологических реакциях. Многие растения дают при затенении листья с увеличенной поверхностью — теневые листья. Некоторые болотные растения образуют различные листья при росте на суше или в воде. Некоторые животные способны изменять свою окраску в зависимости от цвета того фона, на котором они располагаются. При низкой температуре среды у млекопитающих нередко развивается более густой шерстный покров. Все эти реакции наступают лишь при определенных условиях. Однако нельзя рассматривать их как безусловно целесообразный ответ организма на изменение факторов внешней среды. И в этом случае при нарушении обычных условий очень часто наблюдаются «ошибочные» ответы.

Так, например, антеридии и архегонии у папоротников развиваются нормально на нижней поверхности заростка, где чаще скопляется влага в виде капелек воды, в которых возможно необходимое для оплодотворения свободное движение сперматозоидов. Это вполне целесообразно. Однако в условиях эксперимента, если плавающие на воде заростки папоротника осветить снизу, архегонии и антеридии развиваются на верхней, сухой поверхности, так что оплодотворение становится невозможным; происходит «ошибочная» реакция. У стрелолиста типичные лентовидные водяные листья развиваются нормально в воде. Это вполне целесообразно. Однако они развиваются и в воздухе при ослабленном освещении, что явно нецелесообразно. Если у ксерофитов имеется два рода листьев — первичные теневые и вторичные ксерофитные, то это в нормальных условиях вегетации вполне целесообразно, так как засуха наступает лишь летом. В этом случае ксерофитные листья развиваются при преобладании ассимиляции над минеральным питанием, что как раз соответствует условиям хорошего освещения и засухи. Однако именно поэтому при обрезывании корней или при культуре в чистой воде (недостаток минерального питания) развиваются ксерофитные листья, что совершенно нецелесообразно.

Существует лишь относительная целесообразность реакций, выражающаяся в приспособленности к определенным, нормальным условиям существования, вне которых вся целесообразность этих реакций сразу теряется. Это явно вскрывает историческую базу всех целесообразных реакций. Они связаны с известной обстановкой, выражаются в определенных нормальных соотношениях с факторами внешней среды именно потому, что они возникли и развились на почве этих соотношений.

Во всех приведенных случаях ясно выступает относительность значения целесообразности строения и функций организма, выражающейся лишь в тех строго определенных соотношениях, которые наблюдаются между данным организмом и свойственной ему определенной средой, и в частности между одним организмом и другими организмами этой нормальной среды. Целесообразность выражается лишь в приспособленности организма к тем условиям, которые являются для него нормальными, поскольку он приобрел данную структуру и функции именно в этих условиях.

Следовательно, относительное значение приспособленности связывается с историческим процессом приспособления организма к определенной среде.

Организация и приспособление

По теории Ч. Дарвина, приспособленность организма к определенной среде вырабатывается в процессе его эволюции. История организма (его строения и его функций) и есть история его приспособления к меняющейся среде (с ее физическими и биотическими факторами). История приспособлений неотделима от истории развития самой организации.

Однако антидарвинисты постоянно выдвигали и выдвигают утверждение, что теория Дарвина в лучшем случае объясняет лишь историю приспособлений, а не историю происхождения самой организации. Эта неправильная установка имеет глубокие корни в метафизических представлениях идеалистической морфологии. Она была воспринята Ламарком и до настоящего времени еще не изжита. Противоположение приспособления самой организации или явления — сущности, функции — форме или внешних признаков — внутренним доводится до полного отрыва их друг от друга. Приспособление противопоставляют как нечто внешнее и по существу даже чуждое самой организации как внутренней основе строения организма. Это неправильно.

Прежде всего отметим незаконность полного противопоставления внешних признаков внутренним. Легкие позвоночных бесспорно внутренние органы, но они непосредственно связаны с атмосферным воздухом окружающей среды. Органы чувств являются внешними органами, однако они всегда прекрасно защищены от всех физических факторов внешней среды, за исключением лишь специфических раздражителей (на этой изоляции как раз и основана их специализированная функция). Скелет позвоночных животных хотя и занимает внутреннее положение, но на самом деле несет все нагрузки, непосредственно определяемые положением тела во внешней среде. Органы пищеварения, безусловно внутренние органы, вступают в теснейшую связь с пищевым материалом как частью внешней среды. Наша кожа с сетью капилляров, потовыми железами и волосяным покровом представляет собой наиболее внешний орган, и однако это — существеннейшая часть терморегуляторного аппарата нашего организма, определяющая температуру крови и всего тела.

Вместе с тем все части организма настолько тесно между собою связаны, что здесь не менее трудно отделить существенное от несущественного. Кроме того, специфическая функция любого органа так взаимосвязана с его строением, что почти полностью определяется особенностями структуры, и с другой стороны, само строение обусловлено именно этой функцией.

Нам пришлось сделать вышеуказанную оговорку («почти») только для данного момента, так как строение органа определяется не только его настоящей функцией, но и предшествующей его историей, которая определялась в свою очередь особенностями прежней функции. Вместе с тем исторические основы организации, обусловленные прежней функцией, могут не быть полностью использованы в жизнедеятельности современного организма (рудиментарные органы и структуры). Если принять во внимание это историческое развитие организма, приходится безоговорочно признать существование взаимной обусловленности и полной неразрывной связи между формой и функцией, между организацией и ее жизненными проявлениями. Тем более нельзя доводить противопоставление между приспособлением и организацией до их отрыва друг от друга, как это делают

антидарвинисты. При историческом подходе оба понятия сливаются в одно, так как и те наиболее общие признаки, которые мы рассматриваем как известную основу или сущность современной организации, в прошлой истории образовались как приспособления.

Приспособление, или адаптация, означает всегда вполне конкретное оформление органа (и организма) в связи с данными условиями среды. Между тем то, что мы называем организацией, всегда представляет результат известной абстракции. В этом только и выражается различие между этими понятиями в применении к конкретному организму. При сравнении гомологичных органов разных животных мы отвлекаемся от частных приспособлений и описываем в сравнительной анатомии некоторую общую основу организации, лишенную этих частностей. Однако и эта общая основа не может быть понята вне функции данных частей, и она оказывается глубоко приспособительной.

Для уяснения этого возьмем конкретный пример — строение конечностей наземных позвоночных. Конечности различных животных несут на себе явные черты приспособления к определенному способу передвижения и к некоторым добавочным функциям. Они могут быть приспособлены к быстрому бегу на твердой или на мягкой почве, к движению скачками или ползанию по земле, к рытью и движению внутри земли, к лазанию по стволам или по ветвям деревьев, иногда — к планированию или летанию, или, наконец, к плаванию. Во всех этих случаях специальное оформление конечностей в высшей степени различно (рис. 26). Если отвлечься от всех этих структурных различий, связанных с частными приспособлениями, то останется еще нечто общее всем специализированным формам пятипалой конечности. Останется именно общая организация, или просто схема, пятипалой конечности позвоночного животного, как она описывается в учебниках сравнительной анатомии. Эта схема наиболее близка к конечности примитивных представителей наземных позвоночных, именно к конечности хвостатых амфибий; это объясняется малой специализацией последних и их близостью к формам, родоначальным для всех наземных позвоночных. Вместе с тем схема пятипалой конечности, хотя и представляет результат максимального отвлечения, все же имеет по сути функциональную структуру, т. е. и она приспособительна. Ее конструкция понятна именно лишь в связи с ее функцией как сложного рычага, служащего для перемещения тела по твердому субстрату. И в наиболее обобщенной форме организация конечности остается приспособительной. Однако и ее приспособление выражается лишь в самой общей форме, а не в частностях.

Не существует никакой организации, даже и самой глубокой, которая не была бы приспособительной уже в своей основе. Вне приспособления никакой организации не существует, и любой орган, как бы он ни менял свою структуру и свои функции, возник как приспособление части организма к известной функции.

Весь общий план строения представителей известного типа создается исторически на базе непрерывного процесса приспособления (хотя сам по себе в данное время, быть может, и не является приспособлением). Для типа хордовых животных характерно следующее общее расположение основных систем органов: центральная скелетная ось (хорда и позвоночник), со спинной стороны которой располагается трубчатая центральная нервная система, с брюшной стороны — общая полость тела с кишечной трубкой, а с боков — метамерно расчлененная мускулатура. Центральное положение скелетной оси и метамерия туловищных мышц не являются, конечно, приспособлением наземного позвоночного. Наоборот, у взрослого животного эти особенности даже теряются. Однако у рыбообразных их предков это несомненно было приспособлением для быстрого передвижения в воде при помощи боковых волнообразных изгибов тела (при поочередном сокращении миомеров). Дорсальное расположение центральной нервной системы нельзя назвать приспособлением. Однако дорсальное положение той нервной пластинки, из которой развилась центральная нервная система хордовых животных, несомненно было выгодным приспособлением для восприятия световых и различных других раздражений со стороны факторов внешней среды. Точно так же выгодным приспособлением было для подвижного животного и прогрессивное развитие переднего конца нервной пластинки, из которой образовался затем головной мозг позвоночных животных.

Органы меняют свои функции и перестраиваются, однако соотношения между ними сохраняются обычно весьма упорно. Таким образом, общий план строения может оказаться в значительной мере унаследованным от далеких родоначальных форм. Тогда, быть может, нелегко будет установить наличие приспособленности именно в этих соотношениях. Однако все же и эти соотношения некогда возникли как приспособление, хотя и могли потерять это значение в процессе дальнейшей эволюции.

В процессе эволюции приспособительные признаки все время меняются по мере изменения соотношений организма со средой. Приспособления частного характера теряются при изменении среды и заменяются другими частными приспособлениями. Но по мере смены условий существования происходит вместе с тем непрерывный процесс накопления приспособлений наиболее общего характера, не теряющих своего значения при всех этих переменах. Такие приобретения, как органы высших чувств, органы дыхания, органы движения и особенно центральная нервная система, обычно не теряются при дальнейшей прогрессивной эволюции. При регрессивной эволюции (переход к сидячей жизни или к паразитизму) они, конечно, могут исчезнуть. Как правило, они только преобразовываются в связи с требованиями данных частных условий существования и по мере их изменений непрерывно совершенствуются. Основы организации животных создаются в процессе непрерывного приспособления к меняющимся условиям внешней среды, и сама организация, следовательно, есть результат постепенного накопления адаптаций общего значения. Эволюция и означает процесс адаптации.

6. ОЦЕНКА ТЕОРИИ ДАРВИНА В СВЕТЕ ДИАЛЕКТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛИЗМА

Переходя к оценке теории Дарвина с позиций марксизма, мы должны прежде всего отметить ее последовательный материализм.

1. Материализм теории Дарвина выражается в том, что вся эта теория от начала до конца построена на существовании одних только материальных факторов. Эти факторы подверглись исключительно глубокому научному исследованию. Из основных предпосылок теории изменчивость (наличие именно наследственных изменений) представляет вполне объективно установленное явление; чрезвычайная интенсивность размножения действительно характеризует как растительный, так и животный мир и может быть точно учтена для любого вида организмов, также как и размеры их гибели; борьба за существование в ее многообразных выражениях представляет такую же объективную реальность.

Наличие вытекающего из этой борьбы естественного отбора вполне убедительно доказывается как косвенными данными, так и прямыми наблюдениями. Весь эволюционный процесс в целом вместе со всеми его закономерностями находит свое объяснение в наличии постоянного взаимодействия между живыми существами и окружающей их средой, т. е. в деятельности исключительно материальных факторов. Для каких-либо

иных сил не остается места, так как все факторы развития вскрыты с исчерпывающей полнотой.

2. С материалистических позиций теории Дарвина получила свое окончательное разрешение и проблема целесообразности. Последняя покоится не на предустановленной гармонии природы, а на процессе исторического развития органического мира. Реально существует лишь относительная целесообразность организации (строения и функций), выражающаяся в ее приспособленности к известным нормальным (т. е. исторически сложившимся) условиям среды. Эта приспособленность есть результат исторического процесса приспособления как существеннейшей характеристики самой эволюции органического мира. Классики марксизма видели в разрешении проблемы целесообразности одну из важнейших заслуг Дарвина. Приведем слова Маркса (из его письма Лассалю 16 I 1861): «. . .здесь впервые не только нанесен смертельный удар „телеологии„ в естествознании, но и эмпирически объяснен ее рациональный смысл».* В этой несколько парадоксально звучащей фразе очень верно отмечается опровержение телеологического мировоззрения успехами научного знания, показавшего благодаря трудам Дарвина возникновение и относительное значение целесообразности органических форм и их реакций в известной обстановке.

3. Материализм Дарвина выражается и в историзме его учения — этим историзмом проникнуто понимание организации живых существ со всеми их реакциями и инстинктами, их таксономического расчленения, их взаимоотношений и соотношений со средой, т. е. биоценотических и экологических соотношений, понимание географического распространения животных и растений как результата исторического развития фаун и флор в связи с историей земной коры, с ее распределением суши и моря, и, наконец, понимание индивидуального развития организмов, отражающего историю их происхождения.

4. Материализм Дарвина проникнут стихийной диалектикой. В теории Дарвина органический мир рассматривается в его непрерывном движении и во всей сложности и всеобщности связей и противоречий. Закономерный процесс эволюции организмов от простейших форм жизни к наиболее сложным строится в теории Дарвина на случайном материале «неопределенных вариаций». Этот объективно случайный материал возникает в процессе непосредственного взаимодействия между организмом и средой и подлежит, конечно, известным закономерностям. Однако эти физиологические закономерности реакций организма (и его половых клеток) полностью подчиняются высшим биологическим закономерностям эволюционного процесса. Закономерности эволюции диктуются сложными биологическими взаимозависимостями, которые Дарвин назвал борьбой за существование. В борьбе за существование гибель отдельной особи определяется случайностью, однако в массе она определяется меньшей приспособленностью к жизненным условиям данного места и данного времени. Поэтому направление эволюционного процесса определяется переживанием наиболее приспособленных особей, или естественным отбором. Так в теории Дарвина закономерное (изменчивость, борьба за существование) становится случайным (индивидуальные вариации, гибель особи в борьбе за существование) и переходит в закономерное (естественный отбор и процесс эволюции).

5. Наследственность и изменчивость, как выражение известной стойкости и известной пластичности органических форм, выступают в теории Дарвина не только в своей противоположности, но и в своей взаимосвязи, как две стороны, два выражения явления преемственности форм (в процессе полового воспроизведения). Законы наследственности познаются

* К. Маркс и Ф. Энгельс, Сочинения, 2-изд., т. 30, 1963, стр. 475.

лишь через явления изменчивости, и, с другой стороны, изменчивость познается лишь как нарушение или видоизменение наследственности. В процессе эволюции существенное значение имеет лишь наследственная изменчивость как нарушение и в то же время подтверждение законов наследственности.

Как отметил Ф. Энгельс, в процессе эволюции «Можно рассматривать наследственность как положительную, сохраняющую сторону, а приспособление — как отрицательную сторону, постоянно разрушающую унаследованные признаки; но с таким же правом можно рассматривать приспособление как творческую, активную, положительную деятельность, а наследственность — как оказывающую сопротивление, пассивную, отрицательную деятельность».*

6. Глубоко диалектично в дарвинизме и понимание самого развития органических форм. Правда, Дарвин, подчеркивая постепенность и непрерывность эволюции, ссылался на метафизическую формулу: «Природа не делает скачков» (Natura non facit saltum). Однако это следует понимать главным образом как протест против веры в возможность резких, немотивированных, не подготовленных предшествующей историей и не определяемых биологическими взаимодействиями скачкообразных изменений, которые допускались Сент-Илером, Кёлликером (A. Kölliker) и другими теоретиками (считалось возможным, что из яйца рептилии путем такого скачкообразного изменения возникла родоначальная форма птиц).

Между тем для теории Дарвина как раз характерно возникновение новых качеств в постепенном и непрерывном ходе эволюции. Именно в дарвиновской теории эволюция понимается не просто как «филогенетический рост», о котором так часто пишут ламаркисты, а как непрерывный процесс созидания все новых форм. Каждая новая форма представляет собой естественный скачок — новый этап на пути эволюции. В видообразовании имеется именно такое рождение новых форм, и как раз Дарвин ясно раскрыл перед нами механизм этого рождения. В видообразовании происходит четкое обособление форм, их разделение перерывами. Только теория Дарвина с ее принципом расхождения признаков объяснила неизбежность образования прерывистого многообразия форм. Эта прерывистость есть результат непрерывного процесса дивергентной эволюции.

В процессе дальнейшего расхождения признаков по мере прогрессивной эволюции наступают и еще более крупные узловые моменты, означающие подъем на высшую ступень организации. Такой подъем приводил обычно к образованию новых естественных групп организмов — семейств, отрядов, классов. . . Здесь особенно ясен процесс образования новых качеств путем резких преобразований всей организации (см. гл. IX, 3).

Единство непрерывности и прерывистости ясно выступает и в истории постепенного развития сложных органов. В качестве примера можно взять процесс возникновения молочных желез млекопитающих. Сравнительно-анатомические и эмбриологические данные показывают совершенно ясно, что молочные железы возникли из потовых. У предков млекопитающих, насиживавших яйца и согревавших затем вылупившуюся молодь, потовые железы на брюхе усиленно функционировали, и их выделения слизывались детенышами. Так как в поте заключалось некоторое количество питательных веществ (белков, жиров), то естественный отбор действовал в направлении увеличения его питательности. Потовые железы увеличивались и усложнялись, и вместе с тем изменялся химический состав выделяемой ими жидкости. Когда эта жидкость приобрела значение самостоятельного питательного вещества, вполне поддерживающего существование детенышей на первых порах их жизни, то произошло явное возник-

* К. Маркс и Ф. Энгельс, Сочинения, 2-изд., т. 20, 1961, стр. 526.

новение нового качества — молочной железы. Молоко служит нормальным питанием детенышей до тех пор, пока они не окажутся в состоянии усваивать более плотный пищевой материал. При эволюции более сложных органов можно обычно в процессе постепенного их развития отметить ряд последовательных этапов, означающих резкий подъем на высший уровень организации, т. е. явное появление нового качества.

7. Дарвин обратил внимание на глубокое единство прогрессивных и регрессивных изменений в процессе эволюции. Так как эволюция, по теории Дарвина, представляет непрерывный процесс приспособления, то это вполне понятно. Если по мере исторического развития форм возникают новые приспособления к несколько иным условиям среды, то тем самым естественно теряют свое значение другие приспособления, которые были связаны с прежними условиями существования. Если в процессе эволюции возникают более совершенные органы, то прежние органы, выполнявшие сходную функцию, тем самым становятся излишними и могут исчезнуть. Так, например, в процессе эволюции позвоночных животных первичная ось внутреннего скелета — хорда — была сначала дополнена, а затем и вытеснена позвоночником. Прогрессивное развитие позвоночных сопровождалось поэтому регрессом хорды. Приобретение кости как высшей формы скелетной ткани естественно сопровождалось регрессом хряща, который вытеснялся костью.

Наземные позвоночные приобрели сложные конечности, легкие и среднее ухо, но утратили рыбью чешую, жабры и плавники. Млекопитающие приобрели волосяной покров, молочные железы, живорождение, постоянную температуру тела, высоко развитый головной мозг и другие признаки высшей организации, но утратили роговые чешуи, туловищную почку, правую дугу аорты, кардинальные вены, ряд челюстных костей, многократную смену зубов и некоторые другие признаки родоначальных форм.

Точно так же и при регрессивном развитии, которое у вторичносидячих организмов и особенно у паразитов может достигнуть большой глубины, никогда не бывает только регресса. И у паразитов развиваются прогрессивно некоторые органы и некоторые функции. Так, обычно у них имеются весьма специализированные органы прикрепления, усиленно развивается половая система, возникает (у эндопаразитов) способность всасывать питательный материал при посредстве покровов и сопротивляться перевариванию в кишечнике хозяина. Вместе с тем и при прогрессивной эволюции всякое приспособление, всякая специализация означают не только прогресс в организации, но и регресс, так как ограничивают возможность использования иных условий. Глубоко справедливы слова Энгельса: «Главное тут то, что каждый прогресс в органическом развитии является вместе с тем и регрессом, ибо он закрепляет *одностороннее* развитие и исключает возможность развития во многих других направлениях».*

8. В процессе эволюции, понимаемом, согласно Дарвину, как непрерывное приспособление, ясно выступает единство и взаимодействие внешнего и внутреннего. Это взаимодействие является источником наследственной изменчивости. Хотя Дарвин подчеркивал, что специфика изменений зависит в большей мере от самой организации (конституции), все же первоисточником изменений является взаимодействие организма (с его изменениями) и меняющихся факторов внешней среды. В борьбе за существование это взаимодействие выражается в новой, более сложной форме биологических соотношений. Значение внешней среды, и в частности межвидовых взаимоотношений, выражается только через посредство внутривидовых соотношений, и, таким образом, в эволюции проявляется единство межвидовой и внутривидовой борьбы за существование. Мы

* К. Маркс и Ф. Энгельс, Сочинения, 2-е изд., т. 20, 1961, стр. 621.

уже отметили, что приспособление как форма связи организма с внешней средой по мере эволюции постепенно превращается в наиболее существенные основы самой организации.

Наконец, можно теперь же отметить, что внешнее, определяющее в организме возникновение приспособлений к этому внешнему, становится вместе с тем нередко внутренне необходимым условием для развития самой организации. С постепенной автономизацией индивидуального развития внутренние факторы развития детерминируют как эту организацию, так и ее приспособления к внешнему (см. гл. VIII).

9. Наиболее замечательно, однако, в теории Дарвина понимание движущих сил эволюционного процесса.

В теории Дарвина в этой роли выступает борьба за существование. Ее источником являются две противоположные тенденции — стремление к сохранению жизни и размножению и противодействие со стороны факторов среды, ведущих к уничтожению этой жизни и ограничению размножения. Обе тенденции возникли вместе с возникновением жизни в результате раздвоения единой природы на органическую и неорганическую и в результате дальнейшей дифференцировки по мере расчленения органической природы на мир животных и мир растений, разделения животных на хищников и их жертв и т. д. В результате столкновения этих противоположных сил мир организмов прогрессивно развивается и вся его эволюция идет под знаком приспособления к окружающей неорганической и органической среде.

Каждая биологическая система — популяция, вид, биоценоз — развивается в результате накопления внутренних противоречий. Изменчивость приводит к дифференциации форм (вариантов) внутри популяции, внутри вида (полиморфизм). Все эти разные формы вступают в сложные взаимодействия между собой и с факторами внешней среды, названные Дарвином борьбой за существование. При жизненном состязании разных вариантов выявляются их качества в данных условиях существования, и это приводит в каждом поколении к естественному отбору наиболее приспособленных особей. В ряду поколений это ведет к накоплению различных благоприятных для их обладателей особенностей организации и жизненных функций и к углублению различий между отдельными особями, группами особей и популяциями. Прогрессивная дифференциация ведет к обособлению групп с нарастающими противоречиями (рас и подвидов). Содержание биологической системы вида перерастает свою форму и взламывает ее. Старый вид распадается на несколько новых видов. Постепенная внутривидовая дифференциация, связанная с накоплением мелких изменений, сменяется «революцией», означающей распад старого вида и рождение новых видов. Видообразование является, по всему смыслу теории Дарвина, наиболее существенным качественным скачком — перерывом постепенности в непрерывном течении эволюции. Таким образом, дифференциация каждого конкретного вида на разновидности, т. е. расчленение и борьба близких форм (результатов этой дифференциации), выступают как движущие факторы, ведущие к расхождению признаков — превращению разновидностей в виды, видов в роды и т. д.

В результате столкновения интересов происходит расчленение всего мира живых существ на группы, стоящие на разных уровнях организации и разделенные друг от друга более или менее значительными разрывами. Все своеобразие естественной системы организмов с ее соподчиненными группами разного порядка является логическим следствием дарвиновского понимания эволюции.

В процессе исторического развития органических форм, в процессе формирования целых флор и фаун не менее характерна борьба нового со старым, борьба возникающих прогрессивных форм организации с уходя-

щими в прошлое, отжившими свое время, устаревшими формами. Эта борьба начинается еще внутри вида (популяции), при первом возникновении отдельных особей, обладающих некоторыми новыми преимуществами; она продолжается между разновидностями и видами, ведет к углублению разрывов между ними и определяет вымирание целых групп организмов по мере их вытеснения более приспособленными формами. Так, в геологическом прошлом одни организмы приходили на смену прежним, чтобы затем быть вытесненными позднейшими, еще более совершенными организмами. Уходили со сцены не только виды, роды и семейства, но и целые отряды и классы, если их организация зашла в тупик и в самих основах своих оказалась превзойденной принципиально новой организацией.

10. Наконец, нельзя не отметить теснейшей связи теории Дарвина с практикой. Ч. Дарвин при построении своей теории использовал все достижения растениеводства и животноводства. Практика послужила основой его теории. Однако Дарвин не просто распространил данные практики на весь мир животных и растений, а критически пересмотрел каждое свое положение путем сопоставления всех данных современной ему биологии, в том числе и сельскохозяйственной практики. Для разрешения всех неясных ему вопросов он проводил специальные исследования и проверял затем свои выводы на многочисленных культурах растений, а частью и на животных. Он производил гибридизацию как близких, так и отдаленных форм, определяя плодовитость, жизнеспособность и устойчивость получаемых гибридов, изучал зависимость и независимость в распределении признаков получаемого потомства, новообразование признаков и реверсии к свойствам отдаленных предков.

Созданная на базе практических достижений животноводства и растениеводства, теория Дарвина проверялась практикой научного исследования и практикой народного хозяйства. В практике научного исследования она привела к полной перестройке биологических наук, к установлению ряда новых дисциплин и разрешению огромного количества биологических проблем широкого значения. Вместе с тем теория Дарвина послужила основой для дальнейшей разработки методов селекции, направленной на возможно более быстрое улучшение качеств домашних животных и культивируемых растений.

Ошибочные высказывания Дарвина

Нельзя, конечно, сказать, что все в «Происхождении видов» совершенно свободно от ошибок. Однако последние ни в какой мере не затрагивают сущности теории. Из таких ошибочных высказываний отметим следующее.

1. Дарвин несомненно переоценил значение перенаселения («мальтусовский принцип»). Борьба за существование происходит и без наличия этого перенаселения, как показывает сам Дарвин на многочисленных примерах прямой элиминации физическими и биотическими факторами. Только одна частная форма борьбы за существование — косвенная элиминация при наличии активной конкуренции из-за пищи — определяется перенаселением. Хотя Дарвин лишь вскользь упоминает теорию Т. Мальтуса, К. Маркс правильно отметил, что «*Дарвин* в своем превосходном сочинении не видел, что он *опрокинул* теорию Мальтуса, открыв „геометрическую“ прогрессию в царстве животных и растений».*

2. У Дарвина сказывается недооценка значения качественных преобразований, выражающаяся в неоднократно приводимом им древнем изречении «Природа не делает скачков». Хотя эта формула имела положительное значение в полемике с антидарвинистами, мы все же отметим, что любое образование новых форм, и в особенности нового вида, представляет такой скачок. Возникновение иных форм организации, ведущих к образованию не существовавших ранее групп, также является ярким примером образования новых качеств, которое следует понимать именно как скачок в непрерывном процессе эволюции.

В целом же нельзя не заметить, что теория Дарвина представляет собой блестящее разрешение проблемы развития органической жизни, проводимое с позиций естественно-исторического материализма, в значительной мере совпадающих с материализмом диалектическим.

* К. Маркс и Ф. Энгельс, Сочинения, 2-е изд., т. 26, ч. II, 1963, стр. 127.

7. БОРЬБА ЗА ДАРВИНИЗМ

> Хотя я вполне убежден в истинности тех воззрений, которые в виде извлечения изложены в этой книге, я никоим образом не надеюсь убедить опытных натуралистов, владеющих огромным фактическим материалом, который на протяжении длинного ряда лет рассматривался ими с точки зрения, прямо противоположной моей. Так легко скрывать наше незнание под оболочкой таких выражений, каковы «план творения», «единство плана» и т. д., и воображать, что мы даем объяснения, тогда как только повторяем (в других выражениях) самый факт. . ., но я обращаюсь с доверием к будущему — к молодому, подрастающему поколению натуралистов, которые будут в состоянии с должным беспристрастием взвесить обе стороны вопроса.
>
> Ч. Дарвин.

Тотчас же после появления книги Дарвина началась борьба вокруг идей, развивавшихся ее автором. Эта борьба выражалась как в печатных выступлениях, так и в дискуссиях по ее поводу. Из дискуссий первого времени особое значение имел известный оксфордский диспут, состоявшийся 30 июня 1869 г. на заседании естественно-исторической секции съезда Британской ассоциации под председательством ботаника Дж. Генсло. Хотя заседание было посвящено докладу, лишь косвенно связанному с учением Дарвина, духовенство воспользовалось им как предлогом, для того чтобы дать бой дарвинизму. В дискуссии выступил один из лучших духовных ораторов — известный математик епископ Оксфордский Вильберфорс, который в блестящей по форме речи пытался уничтожить учение Дарвина путем словесного остроумия. При этом он, однако, обнаружил глубочайшее невежество в вопросах биологии. Этим воспользовался зоолог Т. Гексли, давший ему весьма удачную отповедь. Выступление авторитетного ботаника Дж. Гукера в пользу Дарвина положило конец этому диспуту, закончившемуся победой нового учения.

Не только представители религии встретили учение Дарвина враждебно. Так же отнеслись к нему и многие ученые того времени, в том числе и некоторые крупнейшие биологи. В печати выступил против Дарвина даже его учитель и друг — геолог А. Седжвик. Отрицательно встретил теорию Дарвина и крупнейший сравнительный анатом Англии Р. Оуэн, запоздалый представитель идеалистической натурфилософии, автор теории «архетипа», веривший в деятельность непрерывно действующей творческой силы. Выступил против Дарвина и известный зоолог Америки Луи Агассис, который продолжал держаться теории катастроф и видел в органических формах воплощение воли божества.

С другой стороны, однако, не было недостатка и в горячих поклонниках, которые к тому же не ограничивались выступлениями в пользу теории, но старались подкрепить ее своими конкретными исследованиями: в Англии ботаник Г. Уотсон, принявший с восторгом «Происхождение видов», ботаник Дж. Гукер и зоолог Т. Гексли. В Америке видное место среди горячих сторонников Дарвина занял ботаник Аза Грей. Большую

роль во время борьбы за дарвинизм играли в Англии Т. Гексли, в Германии — Э. Геккель и в России — К. А. Тимирязев. Гексли своими исследованиями опроверг натурфилософскую позвоночную теорию происхождения черепа, а вместе с тем и теорию архетипа Р. Оуэна и, вопреки утверждениям последнего, доказал близость строения головного мозга человекообразных обезьян и человека. Гексли сыграл также выдающуюся роль в пропаганде дарвинизма на его родине — в Англии (в частности, в рабочей аудитории). Тимирязев распространял эволюционное учение в России и многократно выступал против антидарвинистов различных толков.

В Южной Америке молодой немецкий зоолог Ф. Мюллер целым рядом эмбриологических исследований дал блестящее подтверждение дарвиновской концепции и создал основы будущего биогенетического закона. Наконец, в Германии Геккель сделал грандиозную попытку восстановить историю всего органического мира постройкой родословных, или филогенетических, древ на основе всей суммы тогдашних знаний. Тот же Геккель, блестящий лектор и популяризатор, с исключительной энергией распространял новое учение и вступил в решительную борьбу с силами реакции. В этом отношении особенно памятно его выступление в 1863 г. на съезде естествоиспытателей и врачей в Штеттине.

Победа дарвинизма казалась обеспеченной. Однако противники не складывали оружия. Борьба развернулась в двух направлениях: по пути критики основных положений теории Дарвина и ее замены другими теориями, находившимися в большем согласии с идеологией его противников.

Из критиков Дарвина на Западе особенно активными оказались зоолог Майварт (St.-G. Mivart) в Англии, гистолог Кёлликер и ботаник Виганд (A. Wigand) в Германии. Из них только Кёлликер предложил свой «закон развития» на основе резких эмбриональных преобразований. Наиболее обширна была критика Виганда, изложенная в трех томах. В России таким же непроизводительным трудом занялся Н. Я. Данилевский, который, впрочем, в основном повторил лишь воззрения Виганда.

Как и нужно было ожидать, наиболее острым вопросом во всей теории Дарвина был вопрос о происхождении человека. Дарвин понимал его значение и отнесся к нему поэтому с исключительным вниманием. В «Происхождении видов» он ограничился лишь одним заключительным замечанием; однако позднее он посвятил этому вопросу большое специальное исследование «Происхождение человека и половой подбор». Вот что пишет об этом Ч. Дарвин: «Еще в 1837 или в 1838 г., как только я убедился, что виды изменчивы, я не мог уклониться от заключения, что и человек подходит под тот же закон. Согласно с этим я стал собирать факты для своего личного удовлетворения, так как еще долго не имел в виду выступить с ними в печати. Хотя в „Происхождении видов“ я не касаюсь ни одного вида в частности, тем не менее, чтобы ни один честный человек не мог укорить меня в том, что я скрываю свои убеждения, я прибавил слова: „будет пролит новый свет на происхождение человека и его историю“. Было бы совершенно бесполезно, а для успеха книги даже положительно вредно выставлять напоказ свои воззрения на происхождение человека, не подкрепив их никакими доказательствами. Но когда я убедился, что многие натуралисты приняли учение об эволюции видов, я счел полезным обработать имевшиеся у меня заметки и выпустить в свет специальное исследование о происхождении человека».

Как раз вопрос о происхождении человека послужил поводом для самых ожесточенных нападок на Ч. Дарвина и его теорию, и именно эта часть теории возбуждала особую ярость духовенства. Этот вопрос был причиной расхождения с Дарвином его старого друга Седжвика, и тот же вопрос заставлял вначале колебаться столь близкого ему геолога Лайеля. Сомнения коснулись даже соавтора теории естественного отбора Уоллеса, сделавшего своеобразную оговорку по вопросу о происхождении человека. Признавая животное происхождение физической природы человека (от антропоидов), Уоллес допускал, что его духовная природа все же создана творцом.

С другой стороны, однако, буржуазия довольно скоро сделала попытку использовать в своих целях дарвинизм как раз в вопросе о природе человека и в вопросе о структуре человеческого общества. Первые шаги в этом направлении сделал уже Геккель.

Геккель подчеркивал, с одной стороны, материализм учения Дарвина, но, с другой стороны, в пылу полемики с Г. Вирховым находил в дарвинизме не демократическую или социалистическую, а скорее аристократическую тенденцию.

Применение теории естественного отбора, основанного на борьбе за существование, к человеческому обществу преследовало определенную цель — оправдать социальное неравенство и угнетение трудящихся, а также колониальную политику с ее порабощением менее культурных или даже просто более слабых народностей и рас. Такое незаконное распространение теории должно было подвести якобы научную базу под основные устои буржуазного общества с его эксплуатацией человека человеком. На основании применения биологических законов пытались показать, что имущие классы и господствующие нации представляют собой победителей в борьбе за существование, т. е. высший тип человека.

Социал-дарвинизм, нашедший свое логическое завершение в фашизме, не имеет никаких научных основ, а представляет типичный пример фальсификации науки, предпринимавшейся в интересах господствующего класса (буржуазии), борющегося всеми средствами за упрочение своих позиций для дальнейшей эксплуатации трудящихся, малых народов и цветных человеческих рас.

Справедливость требует от нас всегда помнить, что хотя Дарвин и проводил местами неосторожные аналогии между человеческой жизнью и жизнью животных, он все же полностью не переносил закономерностей эволюции животных на человеческое общество и не делал указанных выводов. Наоборот, Дарвину было совершенно чуждо чувство расового превосходства над менее культурными народами и расами, как это видно уже по его дневнику путешествия и в особенности по «Происхождению человека». Дарвин ни в какой мере не может нести ответственность за позднейшую фальсификацию науки слугами империализма.

Мы не будем разбирать «творчество» этих авторов в отдельности, однако рассмотрим наиболее существенные возражения, которые выдвигались против Дарвина.

Разбор основных возражений против теории Дарвина

Переходя к разбору возражений, которые были направлены против теории Дарвина, следует прежде всего отметить, что сам Дарвин не стоял в стороне от борьбы, разгоравшейся вокруг его учения. Наоборот, он внимательно следил за нею и давал исчерпывающие ответы на все серьезные замечания в последующих изданиях «Происхождения видов», а также в других своих работах. Большинство приводимых далее аргументов было в той или иной форме высказано самим Дарвином.

I. Дарвин построил свою теорию на явлениях изменчивости, но не вскрыл источников наследственной изменчивости и ее закономерностей. Между тем это якобы основная проблема, так как возникновение всех новых форм коренится именно в изменении старых.

Дарвин действительно не вскрыл источников изменений отдельных особей, так же как и мы в настоящее время еще далеки от полного разрешения этой проблемы. Однако Дарвин показал, что индивидуальные изменения возникают в любых направлениях, они «неопределенны». Новейшие исследования лишь подтвердили, что изменчивость сама по себе лишена направленности. Вместе с тем Дарвин показал, что изменение популяции (местной формы, подвида, вида) определяется естественным отбором. Направление последнего диктуется не материалом (индивидуальными вариациями), а конкретными взаимодействиями между организмом и средой, т. е. борьбой за существование. Следовательно, Дарвин действительно вскрыл факторы, определяющие направление изменений видов и разновидностей, т. е. их эволюцию.

Вопрос об источниках изменчивости — несомненно важная и в настоящее время особенно актуальная проблема, так как она связана с задачей овладения изменчивостью животных и растений, т. е. с перспективами сознательного изменения форм (помимо проводимой теперь селекции случайных изменений). Однако этот вопрос ни в какой мере не может поколебать теорию Дарвина, которая покоится на твердо установленных фактах ненаправленности индивидуальных изменений в сложных и непрерывно меняющихся природных условиях.

II. Теория естественного отбора будто бы не объясняет начальных стадий возникновения новых органов, так как зачаточные органы не могут нести своей будущей функции и никак не могут быть использованы своими обладателями, а следовательно, как бесполезные не могут быть предметом естественного отбора.

Следует признать, что зачатки сложных органов, например конечностей позвоночных, не могут нести те же функции, как вполне сформированные органы. Однако нужно иметь в виду, что эволюция органов всегда сопровождалась и изменением их функций (о неразрывности связи формы и функции в их эволюции см. гл. VIII). Следовательно, орган во время своего возникновения никогда не несет той же функции, какую несет вполне развитый орган. Его функция бывает, во всяком случае вначале, неизмеримо более простой, а во многих случаях и совершенно иной. Рассмотрение любых конкретных примеров показывает это с полной ясностью. Мы разберем тот самый пример (возникновение конечностей позвоночного животного), на котором остановил свое внимание Майварт, выдвинувший это возражение.

Само собой разумеется, что для того чтобы служить органами опоры и передвижения животного на суше, парные конечности должны иметь сразу же довольно значительные размеры и сложное строение. Однако мы знаем, что конечности наземных позвоночных произошли путем преобразования из плавников рыб. Последние несли иные функции — рулей при плавании. Однако и это требует как будто известного уровня развития. Вопрос о возникновении плавников рыб в настоящее время достаточно выяснен. Первичные хордовые животные — предки современных рыб — плавали при помощи боковых изгибов тела. При этих движениях (подобно извивам змеи) используется сопротивление воды о боковые поверхности тела. Всякое увеличение этой поверхности путем изменения формы тела (боковое его сплющивание) или путем образования вертикальных кожных выростов — складок вдоль спины или брюха — способствует увеличению полезного сопротивления воды и, следовательно, делает возможным более быстрое плавание, а также более легкие повороты. Такие вертикальные складки и представляют собой зачатки непарных плавников (рис. 82). Они возникли, следовательно, как пассивные источники полезного сопротивления воды, и в этом смысле было полезно даже самое малое увеличение вертикальных поверхностей. Лишь позднее, с развитием скелета и мускулатуры, плавники приобрели значение активных органов, используемых как основные органы движения (хвостовой плавник) и рули, определяющие повороты тела (спинные и заднепроходный плавники). Сходным образом возникли и парные плавники. Тело первичных хордовых животных, так же как и тело низших рыб, тяжелее воды. И современная акула не может оставаться в воде неподвижной—она постепенно погружается на дно. Сопротивление воды о брюшную поверхность замедляет это погружение. Поэтому всякое увеличение этого сопротивления путем изменения формы тела (уплощение брюшной поверхности) или путем образования боковых его выростов — складок — помогает животному держаться в воде. В этом смысле имеет значение и самое небольшое увеличение поверхности, совершенно ничтожная складочка. Парная складка играет положительную роль уже в самый момент своего возникновения. Функция парных плавниковых складок может быть названа пассивной. Такой зачаток парных конечностей приобретает значение активного органа лишь с приобретением своего скелета и собственной мускулатуры. Тогда эти органы используются не только для поддержания тела в воде и для создания подъемной силы при движении (как плоскости крыльев самолета), но и в качестве рулей глубины. У донных и прибрежных рыб эти же парные плавники используются и в качестве органов опоры при ползании.

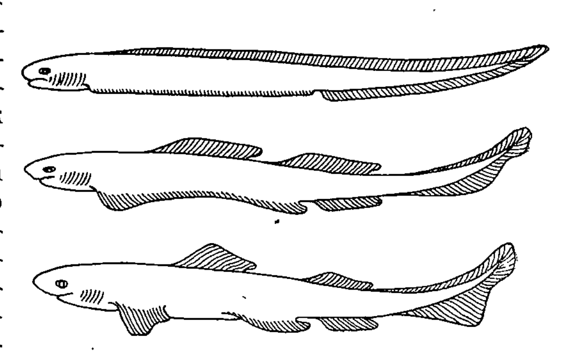


Рис. 82. Происхождение плавников рыб.
Начальные фазы постепенного образования сложных активных органов (конечностей) из очень простых зачатков. Преобразования связаны с разделением, расширением и сменой функций.

В этом заключена возможность и для дальнейшей смены функции при переходе рыбы к наземной жизни. Таким образом, пятипалая конечность наземных позвоночных есть результат преобразования плавника рыбы, возникшего путем постепенных изменений из самых незначительных зачатков. При учете непрерывного процесса смены функций вполне понятной становится эволюция сложного органа из гораздо более просто построенных зачаточных образований. Последние обладали при своем возникновении определенной, но также незначительной функцией. Это можно установить при изучении филогенеза любого сложного органа, малейший зачаток которого имел уже с самого начала некоторое значение для организма (см. историю происхождения органов зрения, стр. 134—135). Хорошими примерами могут служить зачатки летательной перепонки в виде кожных складок у некоторых обезьян (рис. 149), а также дарвиновский пример развития летательной перепонки у белок.

III. Незначительные изменения, встречающиеся в качестве индивидуальных вариаций, будто бы не могут иметь значения в борьбе за существование.

Это возражение очень близко к предыдущему и может быть отвергнуто как при помощи уже приведенных, так и приводимого далее примера, так как факты показывают, что в процессе эволюции такие органы, как конечности или органы зрения, действительно прогрессивно развивались путем весьма малых и постепенных изменений.

Утверждение, будто бы незначительные изменения не имеют значения в борьбе за существование, оказывается неверным. Конечно, это не значит, что отдельное изменение полностью решает вопрос о жизни и смерти

особи. Вопрос ставится не о безусловных преимуществах, а только о более благоприятном положении организма в среднем, и притом в данной конкретной обстановке.

Если изменение касается жизненно важного органа или физиологических функций, или вариаций в плодовитости, в формах заботы о потомстве, то и выраженное в весьма малой степени оно может иметь огромное значение для жизни данного вида. Самое незначительное изменение в инстинктах, ведущее, например, к переходу на несколько иное питание, может в корне изменить положение данного вида в биоценозе.

IV. Сложные органы будто бы не могли появиться в результате постепенного изменения, а возникали лишь более крупными скачками. При этом ссылаются на такие сложные органы, как глаз позвоночных с его глазными мышцами и т. п.

На самом деле история происхождения органов зрения достаточно выяснена и представляется в виде совершенно непрерывного ряда постепенных изменений, начиная с глазного пятна и ямки, к глазному пузырю и бокалу возрастающей сложности (рис. 83). Каждый шаг на пути этой эволюции, как бы он ни был мал, означает усложнение и совершенствование органа.

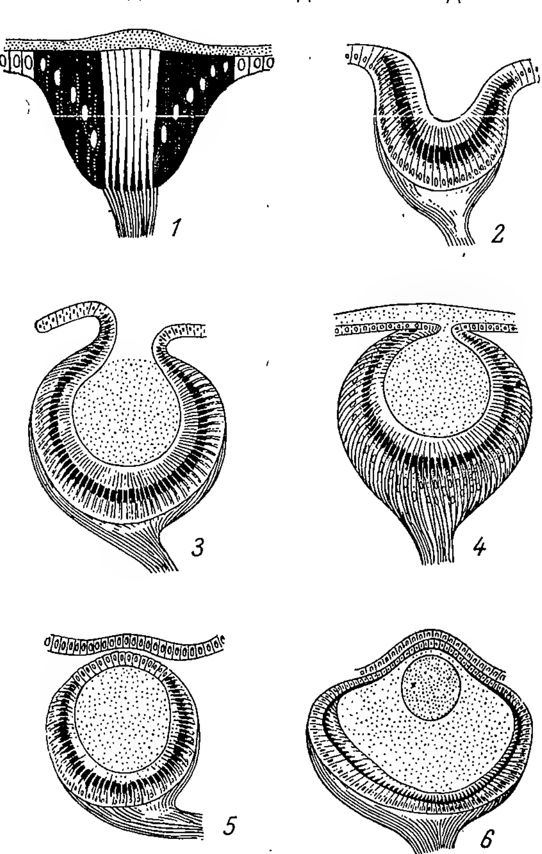


Рис. 83. Эволюция органа зрения у моллюсков.

1 — глазное пятно; *2* и *3* — глазные ямки; *4* и *5* — глазные пузыри без хрусталика; *6* — глазной пузырек с хрусталиком.
Основные стадии постепенного формирования сложного органа в процессе эволюции.

Первый этап филогенетического развития этих органов выражается в концентрации чувствующих клеток, образующих светочувствительные пятна, обычно подостланные пигментом. Глазные пятна могут воспринимать лишь разницу в интенсивности освещения при переходе из более освещенного места в менее освещенное, или наоборот. Чувствующий эпителий в процессе эволюции обычно погружается под уровень покровов, образуя ямки, желобки, каналы. Этим достигается известная защита от других раздражений. И в органах зрения примитивные глазные пятна постепенно погружались вглубь и превращались в глазные ямки. В глазных ямках мы имеем, однако, новое качество: параллельные световые лучи встречают стенки ямки под разными углами и, следовательно, освещают разные ее части с разной интенсивностью. Этим обусловлена возможность некоторой ориентировки в пространстве, так как и без перемещения самого тела возможно восприятие направления световых лучей. Полная защита чувствующего эпителия от неадекватных раздражителей достигается лишь тогда, когда ямка замкнется в пузырек. Глазной пузырек позволяет непосредственно судить о распределении интенсивности света в окружающей среде, если передняя стенка пузырька будет прозрачной, а задняя — чувствительной. Чувствительность органа будет увеличиваться, если прозрачная передняя стенка приобретает выпуклость наподобие линзы. В этом случае световые лучи будут тем интенсивнее собираться позади линзы, чем больше кривизна последней и чем правильнее ее сферическая поверхность. Чувствительность глазного пузырька достигнет своего максимума к тому моменту, когда главный фокус окажется на чувствительном слое задней стенки пузырька (на сетчатке). В этом случае параллельные лучи будут концентрироваться в одной точке и освещение сетчатки достигнет в известной точке максимальной интенсивности. Однако в то же самое время возникнет и нечто принципиально новое: на сетчатку упадет изображение внешнего мира. Только с этого момента можно говорить о зрении в собственном смысле этого понятия. Образное зрение может возникнуть и несколько иным путем — при образовании хрусталика не в передней стенке пузырька, а в самом покровном эпителии. Тогда световые лучи будут концентрироваться на передней стенке глазного пузырька. В этом случае чувствительная передняя стенка пузырька постепенно удалялась от покровов. Этим достигалось увеличение интенсивности освещения, так как при первоначально малой кривизне хрусталика он обладал большим фокусным расстоянием. Глазной пузырек превратился при этом в двуслойный бокал. В дальнейшем усиление чувствительности органа достигалось все же увеличением кривизны хрусталика. Этот процесс кончается, достигнув своего возможного максимума в тот момент, когда главное фокусное расстояние сравняется с расстоянием от хрусталика до сетчатки. Однако в этот момент на сетчатку упадет изображение внешнего мира. Так в результате непрерывного ряда постепенных изменений возник инвертированный (обращенный) глаз позвоночных. В нем образовалась своя мускулатура, движущая глазом, а кроме того, и аккомодационная мускулатура, передвигающая хрусталик или меняющая его кривизну. Это приспособление к получению ясного изображения от предметов, находящихся на различных расстояниях, представляет результат дальнейшей постепенной эволюции. Оно дает, однако, ключ к еще одному новому качеству: через развитие мышечного чувства приобретается возможность оценки расстояния.

Наконец, у приматов, с укорочением челюстей и развитием головного мозга, надвигавшегося на лицевую часть черепа, глаза перемещались с боков головы на ее переднюю поверхность. Оси обоих глаз постепенно сходились, и в момент, когда они приобрели параллельное расположение, возникло еще одно принципиально новое качество — стереоскопическое зрение. Оба поля зрения совмещаются в одно, и это дает возможность более непосредственно ощущать глубину, оценивать относительное расстояние предметов, располагающихся в поле зрения.

Процесс эволюции представляет на самом деле последовательный ряд этапов, отмеченных возникновением новых качеств в результате непрерывных и совершенно постепенных изменений.

В частности, указывалось, будто невозможно себе представить происхождение блоковой мышцы глаза, перекинутой через сухожильное ушко у внутреннего (переднего) угла глазницы, путем постепенных изменений. Это возражение основано на недоразумении, так как развитие блоковой мышцы из верхней косой вполне понятно: оно сопровождалось удлинением мышцы, переносом ее начала в глубь орбиты и одновременным ее укреплением у края орбиты посредством соединительной ткани, оформлявшейся в виде петли. Это был именно ряд небольших, очень постепенных изменений.

V. Очень многие критики ставили Дарвину в упрек, что он пытался в своей теории вывести несомненно закономерное течение процесса эволюции из случайного материала в виде ненаправленных индивидуальных вариаций и из случайностей переживания отдельных особей — точнее, из целого нагромождения случайных обстоятельств.

В этом возражении содержится методологическая ошибка. Мы знаем, что случайное вовсе не исключает закономерного, а наоборот, неразрывно с ним связано.

Закономерное течение эволюции покоится на деятельности направляющего фактора — естественного отбора, определяемого взаимодействием организма с данной средой. Сложность взаимозависимостей между различными биотическими и неорганическими факторами внешней среды заставляет говорить о наличии особой биологической закономерности.

VI. Возможно ли случайное совпадение многих необходимых вариаций отдельных признаков организма с требованиями среды? Каждая отдельная благоприятная вариация — дело случая. Совпадение многих благоприятных вариаций является тогда случаем совершенно невероятным.

Это было бы правильно, если бы это совпадение было действительно только делом случая. Бесспорно, это возражение представляется наиболее существенным из всех, какие когда-либо делались против теории Дарвина. Оно затрагивает наиболее глубокую основу проблемы приспособления организма к окружающей среде (комбинирование мутаций, проблема эволюции организма как целого, что в дальнейшем будет рассмотрено подробно). Здесь мы ограничимся следующими замечаниями.

1. Отдельные изменения возникают случайно у различных особей. При взаимных скрещиваниях этих особей в пределах данной популяции изменения отдельных частей комбинируются между собой различнейшим образом. В борьбе за существование соревнуются особи, отличающиеся не отдельными изменениями, а именно такими, более или менее сложными, комбинациями. Среди этих последних естественному отбору подлежат, как правило, такие комбинации, которые повышают жизненную стойкость организма и его потомства при данных условиях существования. Эти комбинации возникают вполне закономерно при непрерывных скрещиваниях, регулируемых естественным отбором.

2. Иногда и отдельное изменение оказывается условно полезным, т. е. дает некоторые преимущества при данных условиях среды, хотя, быть может, и сопровождается некоторыми не совсем благоприятными уклонениями, т. е. отсутствием согласованности в изменении отдельных частей. В таком случае полезное изменение приобретает ведущее значение и дополняется цепью дальнейших изменений в процессе скрещиваний и отбора. При этом устраняются неблагоприятные выражения первоначального изменения, т. е. вносятся известные поправки и дополнения в признаки данного организма и тем самым повышается уровень его приспособленности.

3. Наконец, еще важнее то обстоятельство, что во многих случаях организм обладает достаточной пластичностью в смысле индивидуальной приспособляемости. Тогда всякое полезное наследственное приобретение, не будучи достаточно совершенно само по себе (вследствие отсутствия согласования с наследственными изменениями других частей), сразу же выправляется и дополняется за счет способности организма непосредственно приспособляться при несколько изменившихся соотношениях между организмом и средой.

Во всех этих случаях речь идет, следовательно, не о случайном совпадении благоприятных изменений отдельных частей организма, а о закономерном их согласовании с изменениями внешней среды. Это достигается отчасти путем индивидуального приспособления. Однако основное значение имеет последовательное комбинирование наследственных изменений под руководством естественного отбора на базе непрерывных скрещиваний.

VII. Возможно ли, чтобы изменения разных частей сложного органа и всего организма в целом обладали внутренней согласованностью, так чтобы они не нарушали взаимной прилаженности частей и взаимной приспособленности в органах и их функциях? Казалось бы, изменение любой части должно всегда сопровождаться одновременным наследственным изменением других частей и всего организма в целом. Эта чрезвычайно важная проблема взаимного приспособления частей и органов, или проблема коадаптации (она была выдвинута философом Г. Спенсером и будет в дальнейшем подробно рассмотрена), очень близка к предыдущей.

Здесь мы только отметим, что в данном случае сохраняют свое значение замечания, сделанные в предыдущем пункте (VI), с той лишь поправкой, что тогда шла речь об изменениях отдельных частей соответственно иным соотношениям организма с факторами внешней среды, а теперь мы имеем в виду согласование изменения отдельных частей по отношению друг к другу. Кроме того, отметим, что эволюция идет в основном путем малых изменений, а раз таковые могут не нарушать взаимной приспособленности частей, то отпадает и требование одновременности изменения отдельных частей и органов. В процессах скрещивания и отбора будут свободно создаваться наиболее благоприятные комбинации таких изменений. Наконец, в этом случае приобретает еще большее значение взаимное приспособление органов в процессе индивидуального развития каждой измененной особи. Взаимная приспособляемость органов, и особенно так называемых внутренних органов, вообще очень велика.

Поэтому А. Н. Северцов выдвинул гипотезу корреляций, по которой наследственное изменение одной части в силу коррелятивной связи в процессах развития этой части с другими частями организма сразу же ведет к согласованным изменениям и других частей организма. Хотя эти вторичные изменения и не являются наследственными (в обычном понимании), они все же ведут к преобразованию всего организма в целом.

При учете этой взаимной приспособляемости органов в индивидуальном развитии организма вся эта проблема не представляет особых трудностей для теории Дарвина.

VIII. Новые признаки, отбираемые как полезные, должны будто бы при последующих скрещиваниях с основной массой неизмененных особей поглощаться и практически исчезать уже в ближайших поколениях.

Это возражение было выдвинуто Ф. Дженкином, и Дарвин признавал его очень серьезным. В настоящее время, однако, оно полностью отпадает как основанное на неправильных предположениях. Современная генетика доказала, что такого поглощения на самом деле не бывает и, наоборот, после скрещивания с неизмененной особью в потомстве закономерно появляются (выщепляются) особи с такими же измененными признаками. Кроме того, сам естественный отбор будет способствовать переживанию таких особей, а следовательно, и их скрещиваниям между собой.

IX. Близкие виды различаются обычно по совершенно безразличным признакам, которые не могли иметь селекционного значения.

По поводу этого возражения следует прежде всего отметить, что никогда нельзя утверждать, что какие-либо признаки безразличны и не могли быть предметом естественного отбора. Никогда мы не знаем организацию какого-либо растения или животного настолько хорошо, чтобы с уверенностью говорить о безразличии того или иного признака.

Многие признаки связаны в своем развитии и в своих функциях настолько, что нелегко установить значение каждого признака в отдельности. Однако в борьбе за существование и при естественном отборе и

не оцениваются отдельные признаки. Отбор идет всегда по фенотипам особей в целом. Может оказаться, что внешние признаки, кажущиеся безразличными, коррелятивно связаны с другими, физиологическими признаками, имеющими жизненно важное значение. Во многих генетически изученных случаях только некоторые сочетания оказываются вполне жизнеспособными.

Иногда полагают, что если изменение организма не явилось следствием изменений в факторах внешней среды, то это изменение не может быть приспособительным (обычная ошибка палеонтологов). При этом, однако, не учитываются в должной мере изменения в соотношениях между организмами, т. е. в биотических факторах среды, и, кроме того, не учитываются возможные перестройки внутренней организации и физиологических функций, которые могут сделать организм более стойким, более активным или «экономичным» в прежних условиях существования, без заметного изменения во внешних признаках. Никогда нельзя утверждать, что какие бы то ни было видовые признаки возникли без участия естественного отбора. Во всех случаях происходит элиминация вариантов менее стойких или недостаточно плодовитых. Действие естественного отбора никогда не прекращается, и это всегда ведет к перестройке генетических и эпигенетических основ организации (см. гл. III, 3), что не всегда выражается во внешних признаках.

В основе утверждений, что близкие виды различаются по безразличным признакам, лежит, кроме того, та же ошибка, которая приводит ко многим несуразностям при попытках построить родословную на основе сопоставления современных форм.

В результате естественного отбора возникали особенности современных форм, которые могут быть полностью оценены как адаптивные только при сравнении с исходными формами. Если исходный вид дал в результате географического расхождения начало нескольким новым видам, то различия между последними могут действительно иметь индифферентный характер. В особенности это касается большой категории орнаментальных различий, которые кажутся безразличными, но имеют значение опознавательных признаков, обеспечивающих встречу полов и спаривание особей одного вида (и предохраняющих от межвидовых скрещиваний). Такие орнаменты, окраски, запахи, издаваемые звуки имеют огромное значение в жизни вида. Они развиваются и поддерживаются посредством естественного (включая половой) отбора. Однако во всех других отношениях различия между видами в таких признаках, конечно, совершенно неважны (например, различие между окрасками подвидов большой синицы — зеленой или серой спинкой и желтым или белым брюшком, см. стр. 273).

Влияние дарвинизма на развитие биологии

Первое положение дарвинизма о том, что весь мир органических существ развился из более простых форм жизни и все ныне живущие организмы связаны более или менее близким родством или что они во всяком случае имеют общие корни, естественно должно было привести к попыткам установить это родство на конкретном материале и восстановить историю происхождения всех организмов. Такая попытка и была предпринята Э. Геккелем и продолжена целым рядом исследователей. Вся систематика стала филогенетической, т. е. она строится теперь на близости родственных отношений. Но и морфология с ее учением о гомологии органов должна была в корне перестроиться. Идеалистическая морфология уступила место филогенетической, которая не только подтверждала взгляды Дарвина, давала все новые факты в доказательство существования

эволюции, но и развивалась сама на более высоком уровне и позволяла вскрывать закономерности этой эволюции. Особенно пышно расцвела эмбриология как часть филогенетической морфологии.

Классические работы И. И. Мечникова и А. О. Ковалевского над эмбриональным развитием различных низших беспозвоночных способствовали дальнейшей разработке теории зародышевых листков, установили существование у них общей стадии гаструлы. Т. Гексли провел сравнение первичных зародышевых листков с основными слоями тела кишечнополостных — эктодермой и энтодермой, а Э. Геккель построил на этих фактах теорию гастреи, т. е. предположил, что предком всех многоклеточных животных было существо с двуслойным телом, подобным зародышевой гаструле. Еще большее значение имели работы А. О. Ковалевского по изучению эмбрионального развития червя сагитты из щетинкочелюстных, развития иглокожих и особенно асцидий и ланцетника. Им не только была доказана общность зародышевых листков, сходство процессов образования гаструлы, но и показано родство асцидий и ланцетника с позвоночными животными. Раньше казалось, что асцидии занимают совершенно особое место среди других животных, но этими исследованиями был переброшен несомненный мост между беспозвоночными и позвоночными животными.

Исследования Ф. Мюллера были посвящены главным образом личиночному развитию ракообразных и привели к установлению основ теории рекапитуляции, объясняющей повторение предковых состояний в истории развития сложных животных.

Э. Геккель сформулировал свой биогенетический закон, обобщающий целый ряд наглядных доказательств эволюции и получивший большое значение в дальнейших исследованиях: «онтогения есть краткое и сжатое повторение филогении». Вспомним знакомые нам примеры индивидуального развития паразитических раков (саккулины), развития асцидий, развития жаберного аппарата высших позвоночных, приведенные в доказательство существования эволюции. Все эти примеры могут служить также иллюстрацией закономерностей, выражаемых биогенетическим законом (см. гл. VII).

Если сравнительная анатомия и эмбриология дали много материала для построения теории Дарвина, то, с другой стороны, последняя привела к новому расцвету морфологии. Эмбриологические исследования послужили важной дополнительной базой для сравнительно-анатомических исследований.

Вся сравнительная анатомия подверглась коренной перестройке на основах эволюционной теории. В этом отношении особенно велика заслуга К. Гегенбаура, который первым дал основы всей филогенетической сравнительной анатомии позвоночных животных и сам разработал ряд крупных ее разделов — теории происхождения черепа, происхождения конечностей, развития позвоночника. В сравнительной анатомии беспозвоночных аналогичная работа проведена А. Лангом (A. Lang).

В связи с развитием филогенетической морфологии стоит и разработка некоторых морфологических закономерностей эволюции. Здесь прежде всего следует упомянуть о принципе смены функций А. Дорна (A. Dohrn) как дальнейшей разработке представлений Ч. Дарвина о способах перехода органов от одной функции к другой.

Продолжателем Дарвина и Дорна был А. Н. Северцов, который установил целый ряд принципов филогенетического преобразования органов. Эти исследования (см. гл. VIII и IX) имеют большое значение, так как показывают возможные пути перехода организма из одной жизненной обстановки в другую при изменении внешней среды и при изменении самой организации.

Доэволюционная идеалистическая морфология была чисто формальной. Изучалась чистая форма. Она обычно рассматривалась как нечто первично данное (в идее или в творческом акте). Функция будто лишь видоизменяет форму, нарушая и скрывая план строения. Поэтому функция рассматривалась скорее как помеха в изучении форм, как нечто чуждое, внешнее по отношению к форме. Пережитки такой концепции прорывались и в позднейшей морфологии.

В дарвиновской концепции, воспринятой Дорном и разработанной далее А. Н. Северцовым, а в настоящее время Реншем, строение органов, т. е. форма, рассматривается в связи с ее функцией в их взаимной обусловленности. Это дало возможность гораздо глубже понять сущность и исторические закономерности преобразования органов и организмов.

Палеонтология представила ряд важнейших доказательств реальности эволюции; теория Дарвина осветила совершенно новым светом все данные об ископаемых организмах. Началась интенсивная разработка палеонтологии на базе новой теории. Неймайр дал прекрасные примеры геологической преемственности форм. Л. Вюртенбергер (L. Würtenberger) произвел классические исследования по эволюции аммонитов, причем ему удалось сопоставить пути их филогении со сменой стадий индивидуального развития в свете биогенетического закона. В. О. Ковалевский и О. Марш впервые восстановили геологическую историю современного животного — лошади, ряд постепенных изменений предков которой является до сих пор одной из прекраснейших иллюстраций эволюции, прослеженной на ископаемом материале.

Работы В. О. Ковалевского имеют большое значение; они привели не только к восстановлению истории ряда копытных животных, но и позволили установить некоторые закономерности их эволюции по пути дальнейшей специализации в связи с той конкретной обстановкой, в которой они жили. Особое внимание Ковалевского привлекла проблема вымирания. Последнее поставлено им в связь со своеобразной формой неудачной, или «инадаптивной», специализации. Работы В. О. Ковалевского нашли своих продолжателей в лице ряда палеонтологов: Долло (Бельгия), Осборна (США) и Абеля (Австрия), которые с успехом развивали это палеобиологическое направление. Впрочем, последние авторы сошли в дальнейшем с дарвиновского пути. В настоящее время большую синтетическую работу проводит Симпсон (США).

Во второй половине прошлого века началось интенсивное развитие экспериментальных биологических дисциплин, возникших частью как раз в связи с учением Дарвина. Но позднее исследователи сконцентрировали все внимание на своих частных задачах, забыв не только теорию Дарвина, но и вообще исторический подход к биологическому исследованию.

Однако еще Тимирязев с большой убедительностью доказывал, что ни описательный, ни экспериментальный метод сами по себе, без теснейшей связи с историческим методом исследования, не могут привести к разрешению какой бы то ни было биологической проблемы.

Под влиянием эволюционной теории постепенно развивается и эволюционная физиология животных, которая несомненно призвана дать очень многое для понимания организма и его функций.

Экология как наука о соотношениях между организмом и средой была основана самим Дарвином, хотя название ее было впервые предложено только Геккелем. Экология развивалась, однако, медленно, главным образом в связи с практическими задачами борьбы с вредителями лесного и сельского хозяйства и сорняками культурных растений. Только в последнее время экологи заинтересовались эволюционными проблемами, и это начинает приносить плоды не только в деле развития теории эволюции, но и в приложениях к практике народного хозяйства.

Наконец, можно указать, что и генетика, т. е. учение об изменчивости и наследственности, была основана самим Ч. Дарвином, который, кроме многочисленных экспериментальных исследований, построил, правда чисто умозрительную, теорию «пангенезиса». Однако во второй половине прошлого века генетика вообще не выходила за пределы спекулятивных теорий (из которых наиболее известны теории К. Негели и А. Вейсмана). Только начало нынешнего столетия привело к расцвету генетики на экспериментальной базе.

И здесь приходится с сожалением отметить, что генетика оказалась вначале в плену различных метафизических теорий, направленных против дарвиновской концепции развития, и только в самое последнее время она сошла с этого пути и после преодоления груза привычных ложных представлений постепенно включилась в творческий путь развития идей Дарвина на базе богатейшего нового материала. Современное направление популяционной генетики внесло уже значительный вклад в наше понимание элементарных основ эволюции.

Таким образом, путь теории Дарвина, несмотря на огромную массу препятствий, был победным путем. Теория Дарвина оплодотворила всю биологию; она перестроила все существовавшие биологические дисциплины и вызвала к жизни целый ряд новых. Лучшим критерием истинности научной теории всегда был и остается опыт самого научного исследования и опыт практического применения ее к жизни. Теория Дарвина выдержала оба испытания, она оказалась самой плодотворной биологической теорией и еще долго будет служить путеводной звездой в нашей дальнейшей теоретической и практической работе.

Часть вторая

Факторы эволюции

ГЛАВА II

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ

Изменение не наследственное для нас несущественно.

Ч. Дарвин

1. ИСТОРИЯ ВОПРОСА О ФАКТОРАХ ЭВОЛЮЦИИ

Вопрос о факторах эволюции представляет центральную проблему, вокруг которой после Дарвина разгорелась наиболее ожесточенная полемика биологов. После всеобщего принятия положения об эволюции всего органического мира из одного или немногих корней вопрос о причинах этого развития, об его основах и движущих силах послужил предметом крупнейших разногласий.

Прежде всего даже некоторые наиболее горячие поклонники Дарвина, как например Геккель, вспомнили о Ламарке и извлекли его теорию из забвения. Появились многочисленные ее адепты в обновленной форме неоламаркизма. Чтобы разобраться в этих течениях, напомним, что, по представлениям Ламарка, эволюционный процесс имеет двойственный характер: во-первых, градация форм, т. е. их усложнение и совершенствование в силу некоторого естественного закона, и, во-вторых, изменение соответственно меняющимся обстоятельствам, вследствие унаследования результатов упражнения и неупражнения органов (через изменение потребностей и привычек организма).

Неоламаркизм отличается от теории Ламарка прежде всего тем, что его сторонники не могли отрицать существования дарвиновских факторов — борьбы за существование и естественного отбора. Однако неоламаркисты стали доказывать, что эти факторы не имеют ведущего значения. Во-вторых, неоламаркисты развивали преимущественно лишь какую-либо одну из сторон теории Ламарка и соответственно положили начало многочисленным родственным течениям.

Другое большое направление в эволюционной биологии получило название неодарвинизма.* Считая естественный отбор единственным фактором эволюции, неодарвинисты оказываются будто бы более последовательными дарвинистами, чем сам Дарвин. Как мы далее увидим, это лишь формально так. На самом деле в неодарвинизме заключается скрытая форма антидарвинизма, по сути отрицающая творческую роль естественного отбора и переносящая центр внимания на закономерности изменчивости. Странным образом, вопреки ожесточенной полемике с ламаркизмом, а быть может, именно в результате этой полемики неодарвинизм сошелся в этом наиболее существенном пункте с неоламаркизмом.

* Неодарвинизмом мы называем учение А. Вейсмана и его последователей на первом этапе развития генетики вплоть до Т. Г. Моргана. В настоящее время неодарвинизмом часто называют (особенно в Англии) просто современный дарвинизм, учитывающий данные генетики и популяционной генетики. Современные представления включают, однако, всю суть теории Дарвина и содержат лишь дальнейшее ее развитие и углубление. Нет никаких оснований вводить для современного дарвинизма новое наименование. Это может привести и действительно уже приводило к крупным недоразумениям.

Чтобы это понять, необходимо усвоить, что различие во взглядах Ламарка и Дарвина и в особенности во взглядах неоламаркистов и неодарвинистов вовсе не исчерпывается воззрением на наследование так называемых «приобретенных» признаков, т. е. результатов морфофизиологических реакций организма на факторы внешней среды.

Обычно представляют себе суть различных эволюционных взглядов примерно таким образом.

1. Ламаркизм — влияние среды, прямое или через упражнение и неупражнение органов; наследование «приобретенных» таким образом признаков.

2. Неоламаркизм — факторы Ламарка с наследованием «приобретенных» признаков (ведущее значение) и естественный отбор.

3. Дарвинизм — естественный отбор (ведущее значение) и факторы Ламарка с унаследованием «приобретенных» признаков.

4. Неодарвинизм — естественный отбор как единственный фактор эволюции.

Если бы это было верно, то различия между этими основными течениями были бы по существу крайне незначительными и вращались бы лишь вокруг вопроса об унаследовании «приобретенных» признаков. Совершенно незначительным должно было бы казаться различие во взглядах Дарвина и неоламаркистов. Совершенно непонятными должны казаться и глубоко отрицательное отношение Дарвина к учению Ламарка, и ожесточенность полемики между дарвинистами и неоламаркистами. На самом деле учение Дарвина разделяется целой пропастью как от взглядов Ламарка и неоламаркистов, так и от воззрений неодарвинизма. Различно именно все мировоззрение.

По воззрениям ламаркистов и неоламаркистов, внешняя среда ведет организм к усложнению строения и приспособлению вследствие способности организма к целесообразным реакциям. К этому прибавляется еще и совершенствование в силу внутренних причин. Творческое значение имеют внешние факторы (эктогенез) или — независимо от этого — внутренние факторы (автогенез). Метафизический отрыв внешних факторов от внутренних нередко подчеркивается эклектическим смешением обоих. Естественный отбор действует лишь подобно решету, уничтожающему негодные формы. Он не имеет творческого значения.

По теории Дарвина, источником изменений является взаимодействие организма и среды, т. е. внутренних и внешних факторов. Организм в процессе эволюции сам развивается, т. е. приспособляется к внешней среде и усложняется вследствие случайных изменений (в связи с изменениями внешней среды) и естественного отбора, в каждом поколении наиболее приспособленных к этой среде особей. Естественный отбор рассматривается не как внешний фактор, а как результат борьбы за существование, т. е. биологическое выражение взаимоотношений между организмом и средой. Естественный отбор имеет ведущее значение, определяемое в любой момент этими конкретными взаимозависимостями между внутренними и внешними факторами.

Неодарвинисты утверждают, что организм изменяется в силу внутренних причин (автогенез), а естественный отбор, рассматриваемый как нечто внешнее, решает вопрос о жизненности некоторых изменений путем уничтожения всего негодного.

Как мы видим, две противоположные метафизические теории (неодарвинизм и ламаркизм) во многом сходятся. Источником изменений оказыва-

ется автогенный фактор, а естественный отбор играет лишь роль решета или внешней силы, уничтожающей разнообразие жизненных форм (в дальнейшем изложении это выступит более ясно).

Ламаркизм в его различных течениях

Неоламаркисты развивали обычно какую-либо одну из сторон учения Ламарка. В особенности это относится к психоламаркизму, в основу которого хотя и положен ряд ламарковских представлений о значении потребностей и привычек организма, но дальнейшее развитие этих представлений происходило в чисто идеалистической концепции, чего у самого Ламарка не было. Основателем психоламаркизма был известный палеонтолог Э. Коп (E. Cope, 1840—1897). Как показывает само наименование этого течения, руководящая роль в эволюции приписывается психике в широком смысле. Для низших животных это будут «усилия под влиянием нужды». Для выше стоящих животных с волей это — «выбор» и для разумных животных — «сознательный выбор». В основе эволюции лежит, по этим представлениям, выработка привычек к новым действиям. При этом сознательные акты постепенно переходят в автоматические. Наряду с этим воздействием среды на организм через его функции (психику), что Коп обозначает термином «кинетогенез», принимается и прямое воздействие физических факторов среды, или «физиогенез», и, наконец, принимается и существование известного стремления к прогрессу, или «силы роста», что обозначалось термином «батмогенез». Для психоламаркистов характерен также взгляд на наследственность как на особый род памяти (S. Butler, E. Hering, R. Semon).

Психоламаркизм поддерживался и в последнее время рядом западноевропейских авторов (A. Pauly, R. Francé). Расцвет реакционного идеализма привел даже к новой волне психоламаркистских и виталистических высказываний. В особенности здесь следует назвать имена палеонтологов Даке́, Бойрлена и Шиндевольфа. Ничего нового, не говоря уже о ценном, что могло бы быть использовано, эти ненаучные спекуляции не вносят.

Гораздо более существенное значение имеют для нас взгляды механоламаркистов, поскольку они пытаются опереться на значительное число фактов (недостаточно еще, может быть, изученных), мимо которых не могут проходить и дарвинисты.

Механоламаркизм ведет свое начало от известного английского философа Г. Спенсера (1820—1904). Он отвергает существование стремления к совершенствованию. По Спенсеру, «закон развития, или эволюции», состоит в переходе материи (во всем мире) из однородного и индифферентного состояния в более разнородное и дифференцированное. Организм и среда находятся во взаимодействии, стремясь всегда к равновесию. При изменении факторов среды равновесие нарушается и затем восстанавливается в силу прямого уравновешивания (т. е. непосредственного приспособления) и косвенного уравновешивания (через естественный отбор). Прямое уравновешивание приобретает с прогрессивным развитием организмов все большее значение. Активность организмов в процессе эволюции увеличивается, и их активная приспособляемость также возрастает. Наследственность функциональных изменений приобретает поэтому наибольшее значение у высших организмов.

Взгляды Спенсера в высшей степени типичны для представителя механистического материализма. Они довольно последовательны, хотя, конечно, и в них заключается молчаливое признание первичного характера целесообразных реакций организма.

Спенсер принял горячее участие в полемике с неодарвинизмом в лице Вейсмана. В статье, озаглавленной «Недостаточность естественного отбора», Спенсер пытался показать, что теория Дарвина не объясняет, во-первых, возникновения бесполезных признаков, которые будто бы весьма многочисленны, и, во-вторых, взаимного приспособления, т. е. коадаптации, органов. Вейсман выступил с ответной статьей «Всемогущество естественного отбора», в которой подверг взгляды ламаркистов уничтожающей критике, обратив, между прочим, особое внимание на дарвиновский аргумент существования многочисленных «функциональных» приспособлений у не размножающихся рабочих муравьев, термитов и пчел, а также на различные косвенные доказательства существования естественного отбора (защитная окраска, мимикрия и т. п.).

После Г. Спенсера, который дал наиболее обоснованное выражение механистической концепции развития, видным теоретиком механоламаркизма был ботаник К. Негели (1817—1891). Подобно взглядам самого Ламарка и большинства ламаркистов, его воззрения имеют двойственный характер: с одной стороны, он различает «организационные», или морфологические, признаки, для которых принимается процесс совершенствования в силу внутренних причин (автогенез); с другой стороны, он различает «приспособительные», или физиологические, признаки, которые рассматриваются как результат прямого приспособления, по типу физиологических реакций организма на изменения факторов внешней среды. Эта двойственность в понимании эволюции в высшей степени характерна для огромного большинства ламаркистов. О неправомочности такого разделения мы уже говорили раньше (приспособление и организация, см. гл. I, 5). Внутренние факторы развития, ведущие к совершенствованию, Негели мыслит себе также механистически. Он проводит аналогию с направленными физическими процессами (энтропия) и строит гипотезу о существовании направленного процесса усложнения мицеллярной структуры наследственного вещества (идиоплазмы).

В отношении других механоламаркистов можно ограничиться немногими словами. Т. Эймер (Th. Eimer) рассматривал эволюцию как филогенетический рост, так как она будто бы возможна лишь в одном направлении; хотя причина эволюции лежит во внешней среде, но последняя дает лишь известный стимул. Характер реакции определяется организмом. Эймер является автором теории ортогенеза (см. гл. X). Однако представление об эволюции как о филогенетическом росте проявилось уже в «батмогенезе» Копа; оно было воспринято не только Эймером, но и многими позднейшими ламаркистами.

Большим числом экспериментов, направленных на доказательство наследования «приобретенных» признаков, т. е. результатов физиологических реакций организма, мы обязаны П. Каммереру (P. Kammerer). Известны также многочисленные эксперименты Г. Вольтерека (H. Woltereck). Интереснейшие полевые наблюдения над активным приспособлением морских животных при переходе к полуназемной жизни принадлежат Дж. Гармсу (J. Harms). Исследования проведены в условиях мангровых зарослей приливной зоны Малайского архипелага.

К ламаркистам относится и большое число палеонтологов, из которых Абель занимает механистические позиции (известен его «закон инерции»). Кроме него, из теоретиков ламаркизма заслуживает упоминания анатом Ф. Вейденрейх (F. Weidenreich). Его взгляды отличаются от воззрений Спенсера и других механоламаркистов лишь более современной терминологией. Первоначальная реакция организма на изменение факторов внешней среды состоит в изменении фенотипа, т. е. в модификации. При повторении определенной модификации в ряду поколений она переходит в длительную модификацию, которая со временем все более прочно фиксируется в генотипе.

Рассмотрим основные факты, на которые ссылаются ламаркисты для подтверждения своих взглядов.

Прежде всего рассмотрим, в чем выражаются результаты упражнения и неупражнения органов. Они действительно имеют иногда приспособительный характер. Однако арсенал фактов не слишком велик, и обычно повторяются одни и те же примеры: при изменении нагрузки изменяется расположение пластинок в губчатом веществе кости; при усиленной тренировке мышцы объем ее увеличивается; при постоянном трении в коже утолщается роговой слой эпидермиса — образуются мозоли.

Однако тут же можно привести некоторые факты, препятствующие использованию таких данных ламаркистами. При тренировке мышцы число мускульных волокон не увеличивается, но их толщина возрастает. Между тем в историческом развитии увеличение размеров мышцы достигается не утолщением волокон, а именно увеличением их числа. Точно так же число нервных волокон и клеток в мозге и органах чувств взрослых позвоночных животных ни при какой тренировке не возрастает. Однако в процессе эволюции прогрессивное развитие какого-либо нервного центра определяется именно числом нервных клеток.

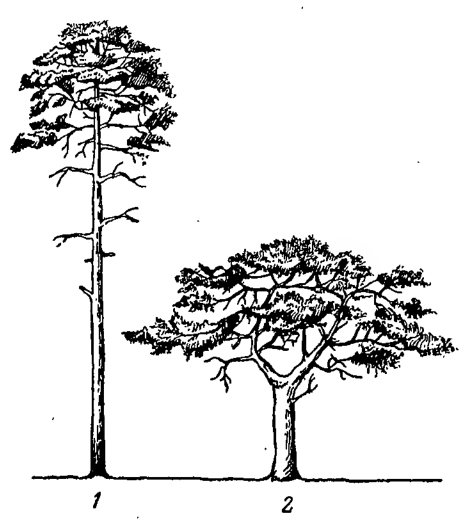


Рис. 84. Модификации сосны, выросшей в лесу (*1*) и на открытом месте (*2*).

Для иллюстрации влияния неупражнения органов ламаркисты приводят обыкновенно явления редукции глаз у пещерных животных. Многие опыты с воспитанием различных животных (рачки, мухи-дрозофилы) в темноте не дали, однако, никаких результатов. С другой стороны, имеются многие факты редукции органов, противоречащие взглядам ламаркистов. У скатов и у камбал редуцированы чешуи на нижней поверхности тела, которая прилежит к грунту и, следовательно, подвергается постоянному механическому раздражению. У птиц редуцировалась зубная система, хотя она при захватывании пищи, конечно, «упражнялась» ничуть не менее, чем у рептилий.

При редукции крыльев у насекомых очень часто сохраняются вполне развитые крыловые мышцы; в частности, у бабочек с редуцированными крыльями почти всегда имеются нормальные мышцы. Между тем ведь именно мышцы должны были бы в первую очередь исчезнуть вследствие неупотребления. Хитиновые крылья сами не содержат живых тканей и вряд ли могли бы реагировать на упражнение или неупражнение. Наряду с этим мы знаем у мухи-дрозофилы многочисленные мутации недоразвитых крыльев, причем мышцы остаются вполне нормальными. Поэтому гораздо бо́льшую вероятность приобретает дарвиновское объяснение редукции крыльев насекомых через посредство естественного отбора индивидуальных вариаций (мутаций) с недоразвитыми крыльями.

Гораздо важнее материалы, показывающие непосредственное влияние факторов среды на индивидуальное развитие организма (рис. 84). И такие реакции имеют нередко приспособительный характер. В особенности много такого рода фактов приводится для растительных объектов. Известны реакции амфибиотических растений (водяной лютик, стрелолист, водяная гречиха), образующих на поверхности воды плавающие, в воде рассеченные или лентовидные водные листья, а в воздухе типичные воздушные листья (рис. 85). Многие растения дают в условиях затенения более крупные, «теневые» листья, а в условиях яркого освещения — более мелкие, «световые». Иногда имеются и резкие различия в форме листьев: у круглолистного колокольчика «теневые» листья округлые, а «световые» — ланцетовидные. Однако любой побег такого растения при искусственном затенении может дать округлые «теневые» листья. У картофеля клубни нормально развиваются на подземных частях стебля, но при затенении надземной части стебля клубни развиваются на нем (в воздухе). Известны многочисленные опыты Г. Клебса (G. Klebs), показавшие связь между формообразованием и характером питания растений: условия, повышающие минеральное питание (удобрение, срезание ветвей), усиливают вегетацию, а условия, повышающие ассимиляцию углерода (освещение, подрезание корней), усиливают цветение и плодоношение.

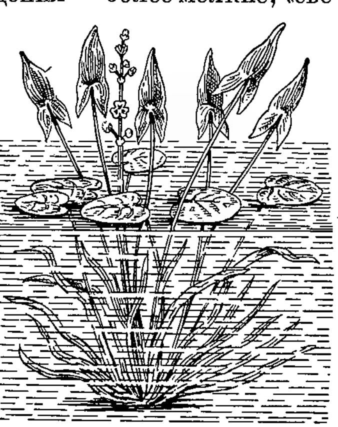


Рис. 85. Модификация формы листьев стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia*) в зависимости от условий среды. (Из Л. И. Курсанова и М. И. Голенкина).

Пример приспособительных модификаций органов у одной и той же особи.

В опытах Г. Бонье (G. Bonnier) сказывается влияние комплекса физических факторов, характеризующих климат. В горах растения становятся более приземистыми, листья развиваются главным образом прикорневые, стебли короткие, нередко развивается обильное опушение, корни растут в глубину (рис. 110). Те же растения (отводки от тех же особей), посаженные в долине, приобретают значительно более высокие стебли при менее развитой корневой системе.

Из опытов над животными упомянем следующие: В. И. Шманкевичу удалось при воспитании молоди соленоводного рачка *Artemia salina* в опресненной воде получить увеличение числа члеников брюшка на один сегмент и развилку на конце (рис. 86). Это, так же как и общая форма тела, выражает приближение к пресноводному жаброногу (*Branchipus*). Каммерер получил при выращивании личинок обыкновенной пятнистой саламандры на светлом или на черном фоне значительное посветление (разрастание желтых пятен) или потемнение (разрастание черных пятен).

Рис. 86. Модификации конца брюшка у рачка *Artemia salina* в соленой воде различной концентрации. (По Абони).

Фурки и щетинки достигают полного развития в соленой воде с удельным весом 1.015.

Однако далеко не всегда такие реакции оказываются приспособительными. М. Штандфус (M. Standfusz) и Э. Фишер (E. Fischer) получали действием низких температур на куколку многих бабочек потемнение окраски

(меланизм) у взрослой бабочки. Температура оказывает иногда влияние и на пигментацию птиц, и на длину их перьев. Известны также факты изменения окраски насекомых и птиц при необычной пище. Описана раса китайского первоцвета (*Primula sinensis*), обладающая при комнатной температуре красными цветами, а в оранжерее (при 30°) — белыми. Ничего приспособительного в этих реакциях, по-видимому, нет.

Вместе с тем на этом примере и на многих других, в особенности на приспособительных модификациях, всегда обнаруживается легкая обратимость реакции, которая иногда может быть повторена в разных направлениях даже на одной особи (не говоря уже о разных поколениях). Эти реакции имеют характерные для каждой данной формы, им одним свойственные, специфические выражения (рис. 87). Очевидно, они выработались в процессе эволюции этих форм и нередко именно как реакции обратимые. Если они представляют результат эволюции, то вряд ли их можно рассматривать как основные ведущие факторы этой же эволюции (в смысле ламаркизма).

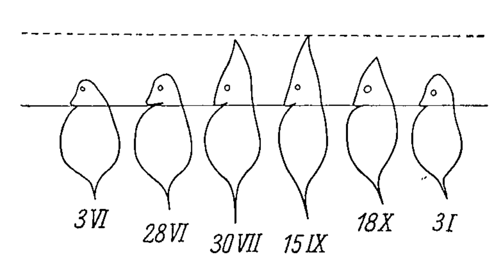


Рис. 87. Сезонные изменения высоты головы и длины шипа у дафнии *Hyalodaphnia*. (По Вольтереку).

Ламаркизм предполагает, что результаты таких морфофизиологических реакций (реализованных в жизни особи) передаются по наследству, т. е. что изменение, возникавшее у предка как реакция на наличие известного внешнего раздражителя, будет у потомка возникать и без наличия этого раздражителя. С этим связан вопрос о наследовании «приобретенных» признаков, или, точнее, проблема адекватной соматической индукции. Обычная формулировка этой проблемы крайне неудачна и поэтому приводила, да и в настоящее время приводит ко множеству недоразумений. Ясно, что вообще все признаки организации приобретаются и, конечно, наследуются в той или иной форме, иначе не было бы никакой эволюции. У ламаркистов речь идет о передаче потомству в адекватном, т. е. по существу в том же, выражении результатов морфофизиологических реакций их родителей.

Во избежание недоразумений лучше условиться о применении совершенно определенной терминологии (C. Detto). Нужно иметь в виду, что изменение организма может возникать в клетках тела (в соме), это соматогенное изменение, которое и может быть установлено непосредственным наблюдением над данной особью (рис. 88). С другой стороны, изменение может возникнуть в половых клетках — бластогенное изменение, которое не сказывается на данной особи, но получает свое выражение в потомстве этой особи. По представлениям ламаркистов, факторы среды прямо или через посредство упражнения и неупражнения органов вызывают в теле организма известные (и притом приспособительные) соматогенные изменения. Изменение организма передается на половые клетки таким образом, что и последние испытывают соответственное (адекватное) изменение.

Изменение потомства индуцируется, следовательно, измененной сомой в адекватной форме. Предположим, что охлаждением куколки мы получили меланистическую бабочку. Это будет соматогенное изменение. Ламаркизм требует, чтобы это изменение повлияло на половую клетку таким образом, чтобы и последняя изменилась (наследственное изменение), и притом в адекватном выражении, т. е. чтобы оно проявилось в виде меланизма бабочек следующих поколений, возникающего уже без охлаждения куколки (рис. 89). Вот это и обозначается термином «адекватная соматическая индукция» или, короче, просто «соматическая индукция». Только эта форма передачи в случае ее подтверждения фактами могла бы быть использована ламаркистами.

Другие мыслимые и в самом деле наблюдающиеся формы передачи влияний внешней среды не имеют никакого значения для обоснования ламаркизма как эволюционной теории.

Прежде всего индукция может быть неадекватной, т. е. хотя наследственное изменение и возникает в потомстве, но оно не сходно с первоначальным соматогенным изменением. Такого рода случаи известны, но они не могут быть использованы ламаркистами, так как последние должны ведь объяснить приспособительный характер эволюции. Если же индивидуальное приспособление особи передается потомству в какой-то иной форме, то это не объясняет общего хода эволюции. Если, например, результаты упражнения определенной мышцы передаются потомству в виде усиления волосяного покрова, изменения в органе зрения или в выделительной системе, то это не поможет нам уяснить процесс приспособительной эволюции.

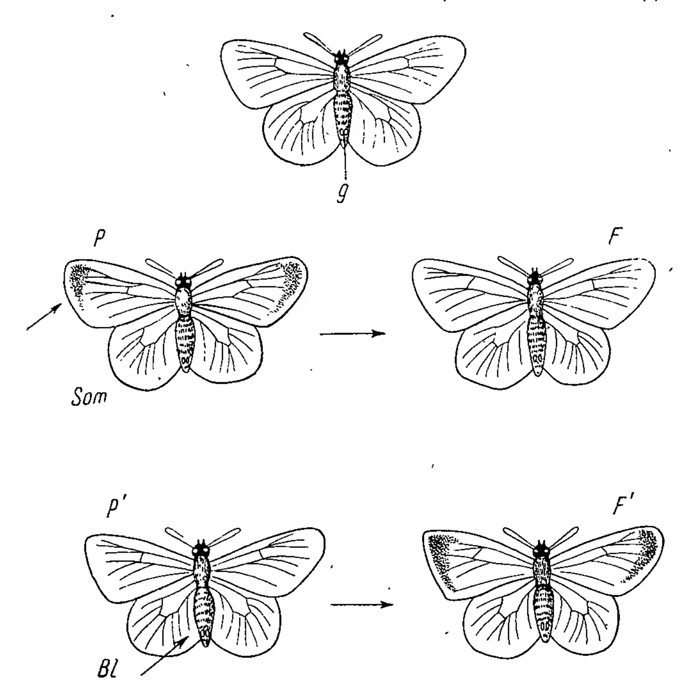


Рис. 88. Схема, поясняющая возникновение соматогенных и бластогенных изменений.

Вверху — исходная форма. *P* — родительская форма с пигментацией передних крыльев — соматогенным изменением (Som), возникшим в условиях эксперимента; *F* — ее потомство, развившееся в обычных условиях; *P'* — родительская форма, у которой изменение возникает лишь в половых клетках (бластогенное — *Bl*) и обнаруживается (пигментация крыльев) у ее потомства (*F'*); *g* — половые клетки.

Кроме того, влияние факторов внешней среды может быть параллельным, если оно сказывается одновременно на теле данной особи (соматогенное изменение) и — независимо от этого — непосредственно на половых клетках (бластогенное изменение), т. е. получает известное выражение и в потомстве этой особи. Такое параллельное влияние обозначают обычно термином «параллельная индукция». Этот термин также приводил иногда

к недоразумениям вследствие смешения с явлениями соматической индукции (индукции со стороны сомы). Можно себе мыслить такое параллельное изменение адекватным (в случае сходства соматогенного изменения

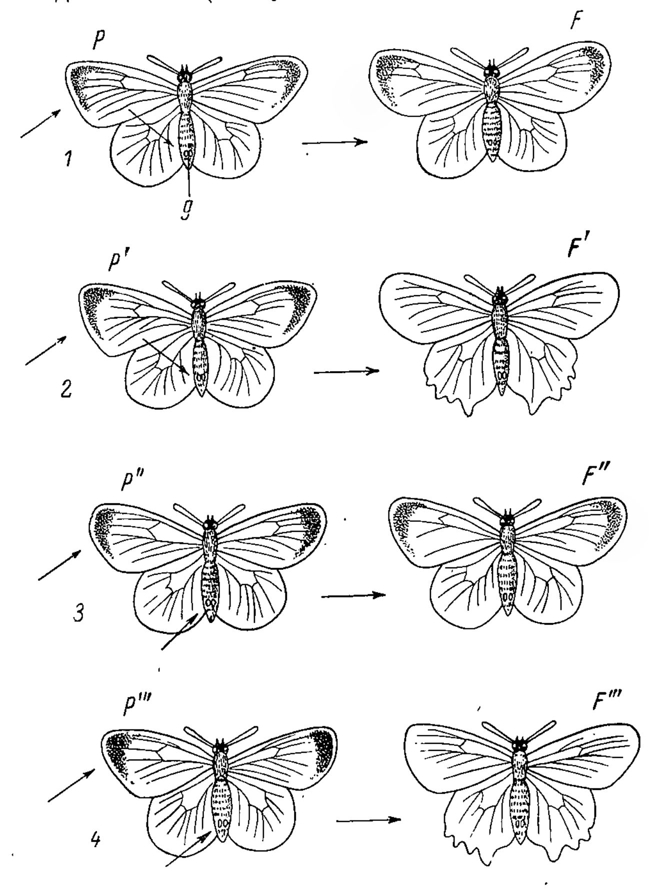


Рис. 89. Схема, поясняющая значение терминов, употребляемых для обозначения различных допускаемых путей унаследования приобретенных признаков.

P—P''' — родительские формы, развившиеся в условиях эксперимента; *F—F'''* — их потомки, развившиеся в нормальных условиях; *g* — половые клетки.

1 — адекватная соматическая индукция. Соматогенное изменение (пигментация передних крыльев), возникшее под влиянием внешнего фактора, индуцирует через процессы обмена бластогенное изменение, которое и проявляется в потомстве в той же форме (пигментация). *2* — неадекватная соматическая индукция. Соматогенное изменение (пигментация) индуцирует через процессы обмена бластогенное изменение, которое проявляется в потомстве в совершенно иной форме (вырезанные края задних крыльев). *3* — адекватная параллельная индукция; внешний фактор оказывает влияние не только на развивающуюся особь, но и на ее половые клетки таким образом, что, кроме соматогенного изменения (пигментация) подопытной особи, возникает и адекватное бластогенное изменение (пигментация) в потомстве. *4* — неадекватная параллельная индукция. Внешний фактор оказывает влияние не только на развивающуюся особь, вызывая в ней соматогенное изменение (пигментация), но и на ее половые клетки; однако возникающее бластогенное изменение неадекватно, т. е. проявляется в потомстве в иной форме (вырезанные края задних крыльев).

особи с бластогенным изменением ее потомства) или неадекватным (если соматогенное изменение не похоже на бластогенное изменение). Ясно, что хорошо известные факты *неадекватного параллельного изменения* ламаркистами вовсе не могут быть использованы

по указанным уже причинам. Что же касается *адекватного параллельного изменения*, то факты такого рода, если бы они были установлены, могли бы быть использованы ламаркистами лишь в том случае, если бы они имели приспособительный характер. Однако, как мы сейчас увидим, как раз для приспособительных изменений адекватный параллелизм совершенно невероятен по ряду теоретических соображений, и действительно ни в одном случае он не был установлен.

Перейдем к краткому рассмотрению фактов.

Еще Вейсману принадлежат первые опыты изучения наследуемости результатов механических повреждений (Вейсман обрубал хвосты мышам в целом ряде поколений). Эти опыты дали отрицательные результаты. Некоторым породам собак систематически с незапамятных времен производят обрубку хвостов, однако собаки этих пород продолжают рождаться с хвостами (отдельные случаи врожденных дефектов хвоста наблюдаются у собак любых пород, а также и у кошек, у мышей и у других животных совершенно независимо от наличия каких-либо увечий у их родителей). Аналогичный пример можно привести в отношении человека: у некоторых народов издавна производится обряд обрезания, и все же его приходится повторять в каждом поколении. Опыты с более тонкими серологическими повреждениями при проверке также не дали положительных результатов. Никаких результатов не дали и опыты с наследованием функциональных изменений.

Гораздо обширнее группа фактов, приводившаяся в доказательство наследуемости соматических изменений, вызванных внешними факторами. Прежде всего здесь следует упомянуть о большой серии опытов Штандфуса, Э. Фишера и других исследователей, которые получали в результате теплового воздействия (ненормально высокими и ненормально низкими температурами) на куколку различных бабочек изменение их пигментации, обычно потемнение бабочек. Это изменение сказывалось в ослабленном виде на известной части потомства. В опытах Г. Пржибрама (H. Przibram) и Ф. Сёмнера (F. Sumner) у крыс и мышей, содержавшихся при низкой температуре, развивались детеныши с более короткими хвостами, ушами и конечностями, а также с более густой шерстью. В опытах Сёмнера такие изменения наследовались до известной степени по типу длительных модификаций, т. е. в ряду поколений эта реакция угасала. Очень показательно, что в своих дальнейших исследованиях Сёмнер отошел от ламаркизма и стал на дарвиновские позиции.

Многочисленные опыты с амфибиями и другими животными принадлежат Каммереру. Особенно известны его опыты с изменением окраски пятнистой саламандры. Однако тщательная проверка данных о наследуемости этих изменений, произведенная Гербстом (C. Herbst) и другими авторами, дала полностью отрицательные результаты. Наконец, упомянем, что опыты с температурным и световым воздействием на куколок бабочек были произведены в СССР А. П. Владимирским. Хотя он и стоял ранее на ламаркистских позициях, но в результате своих опытов пришел к отрицанию явлений соматической индукции.

Чем же объясняется получение положительных результатов рядом крупных исследователей (Штандфусом, Э. Фишером и другими)? Основная ошибка всех более старых экспериментаторов состояла в том, что они работали с материалом, взятым непосредственно из природы, т. е. с генетически неоднородным материалом естественной популяции (продукт постоянного скрещивания разнородных особей). Понятно, что различные куколки реагировали в температурном эксперименте поразному — одни особи сильнее, другие слабее. Естественно также, что при определении результатов опыта экспериментатор отбирал наиболее демонстративные экземпляры как результат удачных опытов температур-

ного воздействия. В опыте с бабочками это были наиболее темные особи. По существу же, так как температурное воздействие применялось одинаково для всей серии, это были 1) генетически наиболее пигментированные особи данной популяции и 2) особи с генетически же обусловленной наиболее высокой нормой температурной реакции. Таким образом, для получения потомства экспериментатор произвел бессознательный отбор: 1) особей, которые и без эксперимента были бы наиболее темными, и 2) особей, которые в силу своих наследственных качеств легче реагируют усилением пигментации. Естественно, что у части потомства проявлялась несколько более темная окраска бабочек.

Возможность адекватной соматической индукции, положенной в основу воззрений ламаркизма, приходится отрицать и по теоретическим соображениям. В самом деле, эта гипотеза предполагает, что внешний фактор (например, необычная температура) вызывает известную реакцию в соме. Специфика этой реакции определяется, конечно, свойствами дифференцированных соматических клеток. В результате изменений (в процессах обмена) соматических клеток возникают новые влияния (не температурные), которые почему-то должны в половых клетках вызвать такое изменение, что из этих клеток разовьется организм с сомой, измененной так, как будто на нее подействовала необычная температура (как в исходном опыте).

Почти такие же логические затруднения встречает и гипотеза параллельного адекватного изменения, по крайней мере в применении к животным. Здесь предполагается, что один и тот же раздражитель (например, необычная температура) вызывает в своеобразно дифференцированных половых клетках реакцию, аналогичную той, которая проявляется в совершенно иначе дифференцированных соматических клетках организма. К этому нужно прибавить, что в соматических клетках она проявляется непосредственно, а в половых клетках она не проявляется, а сказывается лишь после развития новой особи по мере дифференцировки ее соматических клеток.

Эти соображения теряют свое значение только для растений в случае воздействия на малодифференцированные ткани, заключающие в себе еще общий зачаток как соматических, так и половых клеток. Естественно, что реакция может тогда выразиться в глубоких, вполне аналогичных изменениях тех и других клеток. В этом случае мы действительно получим, быть может, параллельные соматогенное и бластогенное изменения в адекватном выражении. Однако и такие факты не могут быть использованы для обоснования ламаркизма, так как эти изменения лишь крайне редко (в исторической перспективе — случайно) могут получить положительное значение в процессе эволюции. Эти изменения смогут быть реализованы лишь под руководящим контролем естественного отбора.

Способность к приспособительным реакциям является всегда результатом исторического развития организма и реализуется в специализированных соматических тканях (а не в половых клетках). Это результат особой их дифференциации. Весь смысл таких реакций в их обратимости и в их ограничении соматическими тканями. В противном случае (т. е. при передаче результата реакции следующему поколению) исчезло бы приспособительное значение реакции, так как новая особь, развиваясь в иных условиях, оказалась бы в менее благоприятном положении, чем особь неизмененная, развивающаяся в полном согласии с условиями, в которые она случайно попала.

Несомненно, что наиболее обычным результатом влияния факторов внешней среды на организм будет просто соматогенное изменение. Если факторы внешней среды достигнут необычайной интенсивности, то изменение может коснуться и половых клеток, но в этом случае, как правило,

параллельное изменение будет неадекватным. Очень показательны в этом смысле результаты экспериментов, проведенных П. А. Косминским. Они были выполнены по примеру температурных опытов с бабочками, но на проверенном материале однородной линии ивового шелкопряда *Leucoma* (*Stilpnotia*) *salicis*. Получено было изменение пигментации (соматогенное изменение), которое по наследству не передавалось. Однако позднее экспериментальный материал двух поколений был еще раз проверен и в потомстве были обнаружены изменения в жилковании крыльев (неадекватное бластогенное изменение).

Таким образом, мы можем лишь констатировать, что попытки ламаркистов опереться на данные опыта кончились неудачей. Если бы даже удалось установить еще в большем числе факты параллельной изменчивости сомы и половых клеток, то это ни в коей мере не спасло бы положения ламаркизма. По Дарвину, индивидуальная изменчивость вообще не могла играть руководящей роли в эволюции, так как она имеет первично неопределенный характер: она лишена направленности. В тех случаях, когда наблюдается определенная, направленная изменчивость в виде целесообразных реакций организма на изменения в факторах внешней среды, это есть его особенность, специфическое свойство данного организма, характеризующее его не менее чем любые признаки его организации (рис. 85—87). Вместе со всей организацией и способность к целесообразным реакциям, к приспособительным изменениям, приобретается организмом в процессе его эволюции. Нельзя строить теории эволюции на тех свойствах организма, которые сами приобретаются лишь в процессе этой эволюции.

Ламаркизм принимает целесообразность реакций как данное, как изначальное свойство всех живых организмов. Дарвинизм полагает, что целесообразность морфофизиологических реакций является, в такой же мере как и относительная целесообразность строения и функций организма, основной проблемой, которая должна быть разрешена прежде всех других вопросов эволюционной теории.

Теория естественного отбора Ч. Дарвина дала совершенно четкое разрешение этой проблемы и вместе с тем ответила и на огромное число других, более частных вопросов и тем самым сделала излишним принятие каких бы то ни было дополнительных гипотез. Теория Дарвина объясняет весь процесс эволюции во всей его сложности.

Между тем ламаркизм во всех его видоизменениях всегда оставлял огромное число фактов не только неразрешенными, но и принципиально неразрешимыми.

1. С позиций ламаркизма принципиально неразрешима основная проблема возникновения целесообразных реакций.

2. Ламаркизм наталкивается на значительные трудности даже при объяснении изменений количественного характера, как например усиление органа в результате его функции (вспомним сказанное об увеличении мышцы путем утолщения ее волокон в индивидуальной жизни и путем увеличения их числа — в процессе эволюции) или ослабление и редукция органа при неупотреблении (вспомним редукцию крыльев у насекомых при сохранении крыловых мышц). Тем более ламаркизм не объясняет возникновения качественных новообразований (почему у позвоночных произошло замещение хорды позвоночником? откуда взялось третье веко у птиц? что вызвало образование ядовитого зуба у змей? под каким влиянием развились летучки на семенах растений?). Неудивительно поэтому, что ламаркисты с таким упорством проводят аналогию между процессом эволюции и обыкновенным ростом: они видят лишь увеличение и уменьшение, но не видят настоящего развития, связанного с возникновением новых качеств.

Объяснение же возникновения всего нового непосредственным влиянием факторов среды, очевидно, равносильно признанию чуда (развитие колючек у кактуса, развитие цветов у покрытосемянных растений, развитие панциря у рыб и т. п.).

3. Ламаркизм не объясняет развития средств пассивной защиты (покровительственная окраска, рисунок и форма, предупреждающая окраска и мимикрия), средств механической защиты (панцири, иглы, чешуи, колючки). Эти средства защиты не «упражняются» и не могли возникнуть в результате прямого влияния факторов среды.

4. Ламаркизм не объясняет также возникновения тех «функциональных» приспособлений и структур, которые состоят из мертвых тканей и не могут целесообразно изменяться ни под влиянием функции, ни под влиянием факторов среды (строение зуба млекопитающих, строение пера птиц, хитиновых конечностей и ротовых частей насекомых и т. п.).

5. Ламаркизм не объясняет приспособленности тех частей, которые пускаются в ход один раз в жизни и, следовательно, предварительно не упражняются. Таковы части полового аппарата многих насекомых.

6. Ламаркизм не объясняет наличия множества «функциональных» приспособлений у недоразвитых самок — рабочих пчел, муравьев и термитов, которые не дают потомства.

7. Ламаркизм не дает объяснения взаимному приспособлению различных организмов — приспособлению цветов к опылению насекомыми, приспособлению растений к переносу семян животными и т. п.

Следовательно, огромная масса фактов остается совершенно непонятной с точки зрения ламаркизма. Однако не только все эти факты, но и все излюбленные примеры ламаркистов получают самое непринужденное объяснение с позиций учения Дарвина.

Общая характеристика ламаркизма как мировоззрения. Мы уже отмечали, что вопрос о ламаркизме вовсе не исчерпывается пресловутым вопросом о «наследовании приобретенных признаков» и не решается им. Дарвинизм и ламаркизм разделены целой пропастью. Это разные мировоззрения. Дарвинизм является единственной последовательной материалистической концепцией. Ламаркизм витает между механистическим материализмом и идеализмом.

Общим для всех видов ламаркизма является сведение эволюции к результатам физиологических процессов (модификационной изменчивости) и к отрицанию творческой роли отбора.

Имеются откровенно идеалистические течения. Таков психоламаркизм, считающий, что даже у низших организмов эволюция направляется примитивными формами сознания и воли. Иногда допускается существование особого, виталистического «творческого» принципа.

Чаще всего встречаются не столь явно идеалистические течения, принимающие существование внутренних факторов изменчивости (автогенез) или существование внутренних факторов, определяющих все направление эволюции в целом (ортогенез). Все эти теории прибегают к принятию факторов, лежащих за пределами научного познания, и являются поэтому ненаучными. Вместо объяснения они вводят лишь никому не понятные «принципы» развития, которые не могут быть анализированы. Это даже не ложное, а мнимое объяснение.

Однако и механистические течения не могут нас удовлетворить. Наиболее последовательная система механоламаркизма, как она была разработана Спенсером, выражает ее сущность особенно ярко. Теория равновесия дает лишь видимость объяснения эволюции. В равновесной системе нет элементов движения. Эволюция покоится на непрерывном нарушении равновесия.

Причина эволюции лежит, по мнению механоламаркистов, в нарушающих факторах, т. е. вне организма, в силах, на него действующих (эктогенез). При этом вся сложность эволюции должна, очевидно, определяться не менее сложными воздействиями извне. Однако вряд ли какими-либо воздействиями извне можно объяснить возникновение каких бы то ни было новых качеств. Поэтому механоламаркизм и сравнивает филогенетическое развитие, т. е. эволюцию, с простым ростом.

Кроме того, сколько бы ламаркисты ни говорили о внешних факторах как о движущих силах эволюции (эктогенез), все же механистические построения оказываются сами по себе недостаточными даже для объяснения «филогенетического роста». Приходится считать, что ответная реакция организма на изменение среды должна быть целесообразной, она должна иметь одно точно определенное направление (иначе индивидуальная изменяемость не имела бы ведущего значения).

Совершенно непонятное свойство организма реагировать целесообразно не только на изменение климата или физических факторов среды, но и на всякое появление новых организмов или новых между ними соотношений должно быть ему присуще даже на самых ранних этапах появления жизни на земле. Предполагается, что способность к целесообразным реакциям есть изначальное свойство всех живых существ. Это ничем по сути не отличается от веры в сотворение жизни или от «закона» развития жизни. И здесь нет ни намека на научное объяснение. Так, даже самый последовательный механоламаркизм ведет назад, к идеализму. Никакой ламаркизм не дает нам научного объяснения всего процесса эволюции. Он не только оставляет непонятными наиболее существенные проблемы, как проблему возникновения новых качеств, проблему появления пассивных средств защиты или проблему взаимного приспособления организмов, но и покоится на предварительном принятии основного положения — о первичной целесообразности реакций, которое само в первую очередь должно быть объяснено любой теорией эволюции.

Мы рассмотрели различные формы ламаркизма с разных точек зрения и видим, что он не удовлетворяет нас своей методологией, что он вообще не является достаточно охватывающей теорией эволюции, оставляя в стороне важнейшие ее основы. Ламаркизм не только не охватывает всех фактов эволюции организмов, но дает лишь кажущееся объяснение и тех фактов, которые приводятся его сторонниками как доказательства правильности их представлений.

Всякий ламаркизм всегда содержит в себе идеалистическую основу — принятие изначальной способности к целесообразным реакциям, и всякий ламаркизм заключает в себе вульгарную механистическую сущность, так как по сути содержит лишь представления о биологическом равновесии. В равновесной же системе не может быть сил, движущих эту систему. Приходится искать эти силы во внешней среде. Но тогда вновь поднимается вопрос об источнике целесообразных реакций, который в рамках ламаркизма не может быть разрешен. Ламаркизм является ложной теорией эволюции, дающей лишь мнимое объяснение развитию органического мира.

Неодарвинизм и мутационизм

Обычно полагают, что неодарвинизм* — это больше, чем дарвинизм, или даже что это более последовательный дарвинизм, дарвинизм, очищенный от элементов ламаркизма, которые будто бы имеются в теории Дарвина. Неодарвинизм якобы не признает никаких факторов эволюции,

* См. примечание автора на стр. 142.

кроме естественного отбора, и не признает наследования результатов морфофизиологических реакций организма. Предполагается, что неоламаркизм и неодарвинизм — это два различных полюса, между которыми лежит дарвинизм самого Дарвина и некоторых его последователей, таких как Геккель, Л. Плате (L. Plate) и др. Это неверно.

Несмотря на резкие расхождения с неоламаркизмом, неодарвинизм по своей методологической основе стоит неизмеримо ближе к неоламаркизму, чем к истинному дарвинизму. Если неоламаркизм возник в виде механистического учения Спенсера, которое затем стало получать все более яркую идеалистическую окраску (особенно в психоламаркизме), то и неодарвинизм имел наиболее ясное механистическое выражение в теоретических построениях его основателя — А. Вейсмана, а затем перешел на более или менее определенно автогенетические позиции мутационистов. Вопреки своему названию, неодарвинизм по своей сути оказался в том же антидарвинистическом лагере, что и неоламаркизм.

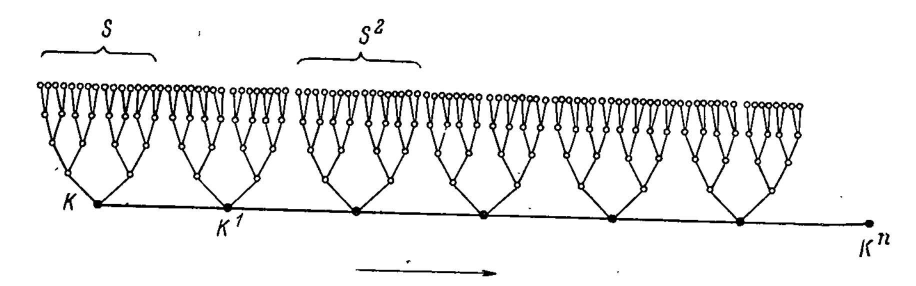


Рис. 90. Схема непрерывности зачатковой плазмы. (По Вейсману).

Зачатковый путь, отмеченный стрелкой, ведет без перерыва от половой клетки далекого предка K к половой клетке K^n его прямого потомка. В соматических клетках S нет связи между особями следующих друг за другом поколений.

Корни неодарвинизма содержатся частично уже во взглядах А. Уоллеса, соосноватeля теории естественного отбора. Уоллес, как известно, отрицал значение индивидуального приспособления в эволюции и, кроме того, особенно подчеркивал независимость в изменениях отдельных частей организма.

Кроме взглядов Уоллеса, в основу неодарвинизма легли и воззрения другого дарвиниста — Ф. Гальтона (F. Galton), который работал по теории наследственности и создал известную теорию корня, по которой отдельные особи представляются в виде как бы боковых отпрысков на напрерывном корневище, изображающем историю половых клеток.

Эти взгляды и были далее разработаны Вейсманом. Теория корня Гальтона послужила основой для учения о непрерывности зачатковой плазмы (рис. 90). При этом довольно резко подчеркивалась известная противоположность между сомой и половыми клетками, а также обособленность половых элементов. Отмечалась большая стойкость зачатковой плазмы (т. е. наследственной субстанции) и ее дробимость на наследственные единицы разного порядка. Представление о независимости в изменениях отдельных признаков Вейсман связал с мозаичной теорией индивидуального развития. Последняя была уже разработана В. Гисом (W. His) и в несколько ином виде В. Ру (W. Roux). Так же как и Ру, Вейсман предполагал, что при дроблении и при более поздних клеточных делениях происходит неравное распределение ядерного вещества (заключающего наследственную субстанцию), которое и определяет различную дальнейшую судьбу клеток и частей зародыша в процессах индивидуального развития.

По Вейсману, наследственная субстанция, или зачатковая плазма, состоит из целой иерархии наследственных единиц разного порядка, локализованных в ядре клетки (иданты, соответствующие хромосомам; иды, соответствующие хромомерам; детерминанты и биофоры, определяющие развитие отдельных частей).

Из них наибольшее значение имеют детерминанты, т. е. определители известного рода клеток, а через это и отдельных частей организма. Допущение существования обособленных материальных единиц (детерминантов), определяющих развитие отдельных частей и даже отдельных клеток, естественно заставляет принимать и независимость изменения этих единиц, а следовательно, и отдельных частей организма в процессе эволюции. Организм представляется как бы мозаикой отдельных признаков, изменяющихся независимо друг от друга.

Основными для нас оказываются в данной связи представления Вейсмана о факторах эволюции. Главной особенностью теории Вейсмана является распространение им принципа естественного отбора на процессы, протекающие внутри организма. Первую попытку такого рода сделал уже Ру в учении о «борьбе частей» и «тканевом отборе» в процессах индивидуального развития. Вейсман пошел еще дальше, чем Ру, и как раз в этом распространении принципа отбора за пределы его применимости лежат основы его расхождения с дарвинизмом.

По представлению Вейсмана, органы, ткани, клетки и даже молекулы борются из-за пищи. В этой борьбе побеждают более сильные, активные, функционирующие части, в то время как бездеятельные элементы атрофируются. Эти представления не совсем правильны. О прямой борьбе частей не может быть и речи, и нередко мы видим, что нефункционирующая ткань не только не испытывает недостатка в пищевом материале, но даже наоборот, полностью не использует поступающих веществ, так что, например, не работающая мышца при ее атрофии обычно прорастает жировой тканью. Однако не это нас сейчас занимает.

Вейсман воспринял точку зрения Ру для «объяснения» модификационной и коррелятивной изменчивости, но не остановился на этих формах изменчивости, как не наследственных и не имеющих значения в процессе эволюции, а разработал далее представления Ру о молекулярном отборе и пытался таким образом «объяснить» явления наследственной изменчивости.

Суть взглядов Вейсмана на источники изменчивости сводится к следующему. Первоисточник изменений — прямое воздействие внешних факторов на зачатковую плазму. В силу тех или иных причин это воздействие сказывается различно на разных детерминантах. Результаты такого дифференцированного влияния вызывают различия в питании зачатковой плазмы. Вследствие этого одни детерминанты (при лучшем питании) усиливаются, а другие детерминанты ослабляются. Эти различия приводят к внутренней борьбе. Сильные детерминанты более активны, интенсивнее питаются и благодаря этому еще более усиливаются, быстрее растут и направляют развитие более активных тканей и органов. В ряду поколений эти изменения, определяемые развитием наследственных единиц, усиливаются еще более. В результате усиление детерминантов приводит к прогрессивному развитию органов и тканей. Наоборот, ослабленные детерминанты слабеют еще более в борьбе с другими детерминантами, и это приводит к редукции частей и органов.

Таким образом, зачатковый отбор, возникая на базе случайного изменения (индуцированного внешним фактором), ведет к ортогенетической, т. е. определенно направленной изменчивости и эволюции в ее начальных фазах. В результате таких процессов могут возникнуть и зачатки новых органов, достигающие ортогенетически такого уровня,

когда они начинают приобретать селекционное значение в борьбе за существование целых особей.

Следовательно, здесь имеет место принятие принципов эктогенеза для возникновения изменений и ортогенеза — для объяснения их дальнейшего развития. Естественный отбор имеет тогда дело уже с готовыми формами. Он выступает в роли решета, лишь уничтожающего негодные формы. В представлениях неодарвинизма естественный отбор лишается, таким образом, своей творческой роли.

Зачатковый отбор Вейсмана не имеет ничего общего с теорией естественного отбора Дарвина и по существу ведет к ее отрицанию. Между тем Вейсман полагал, что это именно и есть дальнейшее развитие дарвинизма, который он ставил очень высоко. Влияние Вейсмана на развитие теоретической биологии было весьма велико, но это касается других его воззрений. Именно некоторые другие представления, связанные с учением Вейсмана о зачатковой плазме и ее детерминантах и с мозаичной теорией развития, во многом пережили эти гипотезы и довольно прочно вошли в сознание биологов.

Представление о наследственных единицах как определителях отдельных признаков и свойств организма было воспринято генетикой. Представление об организме как о мозаике независимо друг от друга меняющихся признаков было воспринято мутационной теорией и долгое время держалось, главным образом среди генетиков.

Сказанное о неодарвинизме можно свести к следующему. Вейсман распространил принцип отбора за пределы его применимости и при этом неизбежно извратил его. Через гипотезу зачаткового отбора он пришел к признанию своеобразного эктогенеза и ортогенеза. Роль движущих факторов эволюции перешла к этим процессам. Естественному отбору Дарвина отводится лишь роль браковщика.

В связи с мозаичной теорией индивидуального развития и признанием автономных жизненных единиц разного порядка стоит и признание независимости наследственных изменений отдельных признаков.

Эти представления имели в свое время большое прогрессивное значение. Представления о независимости наследственного вещества, о его дробимости и о его стойкости были утрированы в дальнейшем развитии генетики, но они заключали здоровое ядро, которое сильно помогло в изучении законов наследственности.

Представление об организме как о мозаике самостоятельных признаков и свойств, определяемых независимыми друг от друга наследственными единицами, оказалось также в высшей степени плодотворной рабочей гипотезой. Вспомним, что законы Г. Менделя только и могли быть установлены благодаря тому, что все внимание исследователя было сосредоточено на отдельных резко выраженных признаках. Огромные успехи всего первого этапа развития генетики обусловлены этой концепцией Вейсмана, воспринятой и утрированной Г. де Фризом и позднейшими генетиками.

Мутационизм

Основатель мутационной теории ботаник Гуго де Фриз по своим взглядам близко примыкает к Вейсману. Вместе с тем он, однако, уже вполне сознательно противопоставляет свою теорию учению Дарвина. Подобно Вейсману, де Фриз принимает, что организм характеризуется всегда комплексом резко обособленных наследственных свойств. Однако Вейсман предполагал, что преобразования этих наследственных свойств совершаются постепенно в силу влияния внешних факторов на наследственное вещество и его детерминанты и в силу зачаткового отбора последних. Между тем де Фриз постулирует внезапные скачкообразные изменения, которые возникают независимо от влияния среды и сразу оказываются вполне стойкими. Скачкообразные изменения в отдельных свойствах организма, или м у т а ц и и, приводят сразу к образованию новых элементарных видов.

Представления де Фриза сложились под влиянием его наблюдений над культурами энотеры (ослинник Ламарка — *Oenothera lamarkiana*), взятой с заброшенного картофельного поля в окрестностях Амстердама. Это растение было вывезено из Америки и распространилось в Европе. Происхождение его, однако, неясно, так как в Америке такого растения в дикой форме не найдено. По новейшим данным, оно является результатом межвидовой гибридизации.

Де Фриз культивировал энотеру в своем опытном саду в течение многих лет в большом количестве. Среди многих экземпляров типичного вида он время от времени находил отдельные особи, резко отличающиеся от исходной формы (рис. 91), например по своим общим размерам, как гигантская *Oe. gigas* или карликовая *Oe. nanella*, или же по форме листьев — *Oe. lata*, или по окраске жилок на листьях — *Oe. rubrinervis*, или по каким-либо иным признакам. Самое замечательное во всем этом то, что эти новые формы вполне стойко передавали свои особенности по наследству.

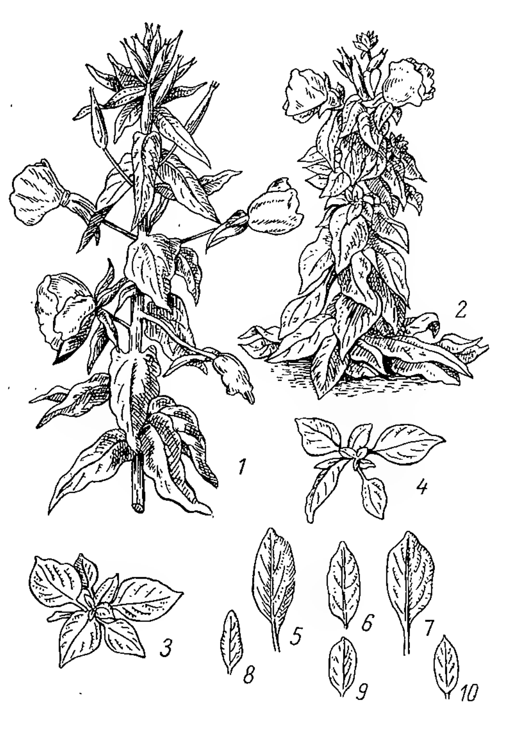


Рис. 91. Мутации энотеры (*Oenothera lamarkiana*).

1 — верхушка нормального растения; 2 — карликовая мутация; 3, 4 — листья нормального растения; 5—10 — листья различных мутаций.

Де Фриз обобщил эти данные, придав им универсальное значение, и построил свою известную мутационную теорию. Отношение этой теории к теории естественного отбора ясно из следующих цитат.

«Выйдя из материнского вида, новые виды тотчас становятся н е и з м е н н ы м и. Для этого не требуется ряда поколений, никакой борьбы за существование, никакого устранения неприспособленных, н и к а к о г о п о д б о р а». Де Фриз говорит, следовательно, о внезапном возникновении новых форм (независимо от внешней среды и независимо от естественного отбора). Возникшая новая форма оказывается сразу неизменной. Роль естественного отбора состоит лишь в уничтожении менее удачных форм.

Каждый вид является, по де Фризу, замкнутой в себе единицей, он имеет свое начало и свой конец: «Даже в глубокой старости отдельный вид является таким же, каким он был в своей ранней юности».

По де Фризу, его теория «объединяет, следовательно, п о л о ж е н и е о н е и з м е н н о с т и в и д а с теорией его общего происхождения. Виды относятся к первоначальной форме своих родов, как дети к родителям».

Представление о неизменности вида де Фриз объединяет с представлением о том, что организм состоит из отдельных, друг от друга независимых видовых свойств или признаков: «Особенности организма слагаются из резко отличающихся друг от друга единиц. . .», «. . . переходы . . . так же мало возможны между этими единицами, как между молекулами».

Таким образом, в мутационной теории все внимание сосредоточивается на внезапных наследственных изменениях — мутациях, якобы дающих сразу законченные новые формы. Значение естественного отбора снижается еще более, чем у Вейсмана, и вместе с тем яснее становится различие между пониманием отбора у Дарвина и у неодарвинистов.

I Виды: A ⟶ B + C + D
Особи: a, b, c, d, e, f, g, h, i, k . . . | a′, b′. . | e′, f′. . . | i′, k′. . .

II Виды (мутации): A B C D E ⟶ A C E ⟶ A C

Рис. 92. Схема, поясняющая механизм действия естественного отбора особей, ведущего, по Дарвину, к образованию новых форм (*I*), и естественного отбора мутаций, ведущего, по де Фризу, к уменьшению числа форм (*II*), создаваемых в процессе мутирования.

По теории Дарвина, борьба за существование и естественный отбор протекают между особями одного вида, различающимися многочисленными наследственными и ненаследственными уклонениями, и через это происходит постепенное формирование новых групп (подвидов, видов) и общее увеличение разнообразия органических форм (видов). Сказанное можно пояснить буквенной схемой (рис. 92, *I*). Отбор приводит к увеличению разнообразия видов: из вида *A* в процессе эволюции возникают виды *B*, *C*, *Д*.

По мутационной теории де Фриза, новые формы возникают путем мутаций. Борьба за существование и естественный отбор протекают между новыми формами (элементарными видами), т. е. группами особей. Следовательно, отбор приводит к уменьшению числа групп (видов), т. е. к уменьшению разнообразия органических форм. Это можно пояснить следующей схемой (рис. 92, *II*). Отбор приводит здесь к уменьшению числа форм (видов). Из элементарных видов *A*, *B*, *C*, *Д*, *E* в борьбе за существование выживают и размножаются лишь некоторые виды *A*, *C*.

Генетика

Развивавшаяся в нынешнем столетии генетика восприняла взгляды де Фриза и перенесла его представления о неизменности видовых признаков на наследственную субстанцию. Вейсман писал лишь о стойкости зачатковой плазмы и детерминантов, а не об их неизменяемости (хотя мыслил себе лишь количественные их изменения). Генетики стали говорить о неизменяемости генов, т. е. обособленных единиц наследственной субстанции. В пользу таких представлений свидетельствовали как будто экспериментальные данные.

Эксперименты скрещивания, начатые Менделем и повторенные де Фризом, Чермаком (E. Tschermak), Корренсом (C. Correns) и многими другими, показали действительно удивительную стойкость наследственных признаков. При скрещивании особей, различающихся парой контрастирующих признаков, в первом поколении получается однородное поколение с промежуточным или чаще с почти полным выражением одного из этих родительских признаков (доминирование). При скрещивании таких гибридов между собой в следующих поколениях происходит регулярное выщепление известного числа особей, обнаруживающих, по-видимому, в совершенно чистом виде признаки одной и другой исходных форм. Таким образом, те признаки, которые у гибрида казались поглощенными (рецессивные признаки), на самом деле передавались следующим поколениям в совершенно неизмененном виде.

Наследственные факторы, определяющие их развитие, находятся, очевидно, у гибрида в скрытом состоянии. Они могут в таком скрытом виде передаваться неопределенно долго из поколения в поколение, но при соответствующих условиях, при соединении в одной особи двух таких рецессивных факторов, они все же появляются вновь в полном своем выражении.

Мы не будем напоминать здесь всех фактов менделевского наследования, но отметим лишь наиболее для нас существенное. Прежде всего обратим внимание на отсутствие поглощения наследственных признаков и свойств при скрещивании с отличающимися по этим признакам особями. Этим самым отпадает возражение, выдвинутое в свое время Дженкином против теории Дарвина. Затем отметим факты свободного комбинирования многих признаков, что позволило вывести заключение о существовании и свободном комбинировании самостоятельных наследственных единиц — генов. Наконец, отметим неизменяемость рецессивного признака в ряду поколений в гетерозиготных (гибридных) особях, т. е. отсутствие влияния доминирующего признака, несмотря на его преобладание и полную реализацию в течение многих поколений. Это дало целый ряд дополнительных фактов, говорящих против положений ламаркизма, и имело в свое время огромное значение.

Правила менделевского наследования бесспорно являются выражением всеобщей биологической закономерности, и мы теперь знаем цитологические основы этой закономерности. Они состоят в разделении материальных элементов — хромосом — по четырем половым клеткам, которые образуются в результате двух последовательных делений созревания из одной клетки. В каждой четверке клеток две из них получают по половинке одной из двух гомологичных хромосом, а две другие клетки — по половинке другой. Поэтому зрелые половые клетки, гаметы, содержат только по одной из двух гомологичных хромосом родительского организма и уже неравноценны по своим наследственным задаткам. В следующем затем процессе оплодотворения слияние половых клеток отцовской и материнской особей приводит к возникновению различных наследственных комбинаций. Это и есть материальная основа биологической закономерности расщепления признаков. Она была выражена еще Менделем в его гипотезе «чистоты» гамет.

Однако генетика выступила не только против ламаркизма. Она отошла и от дарвинизма и пыталась создать свою концепцию эволюции, опираясь на экспериментальные данные и в значительной мере — на теоретические воззрения де Фриза.

Представление о неизменяемости признаков было распространено на наследственные факторы. Некоторые факты были истолкованы даже как доказательства полной неизменяемости генов. Дело в том, что обычное наличие ярко контрастирующих пар признаков (аллеломорфов), из которых при скрещивании один выявляется как доминирующий, а другой как рецессивный, давало, казалось, возможность говорить о присутствии или отсутствии определенного наследственного фактора. Так как вначале были известны только рецессивные мутации, то их возникновение стали

приписывать выпадению наследственного фактора. Сама рецессивность как будто бы лучше всего объяснялась отсутствием гена. По этой концепции, предложенной английским биологом У. Бетсоном, гены совершенно неизменны. Они могут лишь выпадать, и это проявляется тогда как мутация. На основе этой концепции была развита странная теория «эволюции на основе гибридизации», которая пыталась объяснить всю эволюцию перекомбинированием неизменных генов в процессе скрещиваний (Лотси).

Однако в течение дальнейших исследований изменяемость генов была доказана, так как были найдены не только пары контрастирующих признаков (аллеломорфов), но и явления множественного аллеломорфизма со ступенчатым переходом от одного аллеломорфа к другому. При этом выяснилась и относительность доминирования, так как любой промежуточный член ряда оказывается рецессивным по отношению к высшему и в то же время доминантным по отношению к каждому низшему члену ряда. Очевидно, один и тот же ген не может быть в одно и то же время присутствующим и отсутствующим. Доказано, что рецессивность, как и доминантность, вообще не бывает абсолютной и при различных условиях развития может смещаться, так что некоторые рецессивные признаки в известных условиях могут стать доминантными. Были найдены и лишь частично доминантные мутации. И, наконец, было доказано существование обратных мутаций. Между тем выпавший ген, очевидно, не может возродиться в результате мутации. Таким образом, гипотеза присутствия и отсутствия генов, а также предположение об их неизменяемости были опровергнуты.

Установление факта изменяемости генов заставило с большим вниманием отнестись к мутациям, как и к их внешним выражениям. Воспринятая от де Фриза переоценка значения отдельных наследственных изменений (т. е. мутаций) не только не была отброшена, но, наоборот, еще более подчеркнута. Держалось представление о том, что отдельная мутация, т. е. результат случайного изменения наследственного вещества, может сразу приобрести значение новой, вполне жизнеспособной формы, еще лучше приспособленной к окружающим условиям, чем исходная форма.

Таким образом, возникла теория преадаптации (Кенó) как логическое завершение неодарвинизма и мутационизма, которая и до сих пор упорно держится в генетике, даже среди биологов, искренне считающих себя дарвинистами. «Преадаптация» означает предварительное приспособление. У Дарвина приспособление есть результат эволюции, т. е. результат накопления малых изменений через посредство естественного отбора, который таким образом создает новые формы из неопределенных, случайных вариаций (малых мутаций). По теории же преадаптации приспособление само есть результат случайной мутации и условие для дальнейшей жизни и эволюции новой формы. Ценность теории Дарвина именно в том, что он дал научное объяснение развития приспособительных структур и функций организма. По теории преадаптации само приспособление есть результат слепого случая.

Мы не можем полностью отрицать возможности случайного возникновения отдельных благоприятных изменений для наиболее простых случаев, и в особенности для регрессивной эволюции. Так, например, редукция крыльев у островных насекомых, очевидно, строилась на основе накопления мутаций с недоразвитыми крыльями. Такие мутации хорошо известны для мухи-дрозофилы, и в данном случае понятно, что каждая мутация могла дать преимущество в условиях островной жизни, так как особи с дефектными крыльями не летали и не уносились ветром в море.

Точно так же можно себе представить, что недоразвитие глаза может оказаться благоприятной мутацией для роющего животного, ведущего подземный образ жизни. Меланистическая мутация бабочки *Biston betularia* m. *carbonaria* действительно оказывается хорошо защищенной (незаметной на темных стволах деревьев) в закопченных сажей лесах индустриальных районов Англии и др. стран. Наконец, возможно, что и случайный альбинизм может иногда дать известные преимущества в условиях полярной жизни. Однако и в этом случае уже приходится сделать оговорку. Альбиносы обладают, как правило, ослабленным зрением и пониженной жизнеспособностью. Поэтому дикие виды, обладающие белой окраской, не являются альбиносами и, очевидно, приобрели свою окраску не в результате одной простой мутации.

Если уже при рассмотрении регрессивных изменений приходится делать оговорки, то еще гораздо сложнее обстоит дело в случае прогрессивной эволюции. В этом случае необходимо считаться с совершенной невероятностью случайного совпадения нескольких благоприятных (т. е. весьма редких) мутаций, которые все вместе делают организм более приспособленным к жизни в каких-либо новых условиях.

Допустим, что, как говорят преадаптационисты, пещерные животные не потому слепы, что живут в пещерах, а живут в пещерах потому, что они слепы. Однако пещерные животные обладают и другими характерными признаками, например отсутствием окраски и в особенности развитием других органов чувств, до известной степени заменяющих им зрение. Если в пещеру переселились случайно ослепшие животные, то почему они лишились пигмента и почему у них развились органы осязания и обоняния как будто в виде компенсации за отсутствие глаз. Если редукция глаз обусловлена одной случайной мутацией (и это сомнительно!), то прогрессивное развитие органов осязания во-всяком случае не случайно и произошло не «предварительно», а в самой пещере, как специальное приспособление к условиям жизни в темноте. Это указывает на тот путь эволюции, который вскрыт теорией Дарвина.



Рис. 93. Хамелеон (*Chamaeleon* sp.). Пример приспособления к весьма узкой среде обитания.

Возьмем более сложный пример. Хамелеон превосходно приспособлен к жизни на тонких ветвях деревьев (рис. 93). Это сказывается на всей его организации. Уже окраска его довольно сложная: в коже имеются различные, определенным образом расположенные, крупные хроматофоры с многочисленными отростками, связанные с нервной системой, через посредство которой окраска животного может рефлекторно изменяться в зависимости от цвета окружающей среды. Этот сложный механизм не мог предсуществовать до того, как животное поселилось в листве деревьев, а мог лишь выработаться в долгом процессе эволюции в данной среде (преобладающие тона окраски — зеленые). То же самое касается и хватательных лап хамелеона. Длинные конечности хамелеонов снабжены лапами в виде клещей, приспособленных к обхватыванию ветвей (при этом противопоставлен не один первый палец всем другим, как у большинства лазающих животных, а первые три пальца — двум последним в передней конечности и первые два пальца — трем последним в задней). Если учесть еще соответствующие преобразования в мускулатуре, то мы должны будем признать, что это очень сложное приспособление к передвижению исключительно

по тонким ветвям деревьев. Ни в каких других условиях такие конечности непригодны и, конечно, такое строение не могло возникнуть в результате простой мутации. Почти то же самое надо сказать и о цепком хвосте хамелеона, который закручивается своим концом вокруг ветки. Чрезвычайно длинный язык с необычайной быстротой выбрасывается (как бы стреляет) на расстояние до 20 см, что превышает длину всего тела и дает возможность захватывать насекомых, сидящих на листьях. Конец языка расширен и снабжен железами, выделяющими клейкую жидкость. Животное незаметно в своей естественной обстановке благодаря защитной окраске, движения его чрезвычайно плавны, и это позволяет ему совершенно незаметно приближаться к добыче. Тому же способствует еще удивительное устройство органов зрения. Большие глаза сильно выступают из орбит и могут вращаться. Движения обоих глаз независимы друг от друга, так что хамелеон свободно может смотреть одним глазом прямо вперед, а другим глазом прямо назад или одним глазом вверх, а другим вниз. В основе этого лежит также ряд сложных преобразований, в которых можно видеть лишь приспособление к данной частной обстановке, но ни в коем случае не результат простой мутации.

Допустим самое невероятное — что глаза и язык преобразовались еще до перехода в данную среду (оставим пока в стороне то, что тогда это все же были бы приспособления для ловли насекомых, хотя бы на стволах деревьев или даже на земле, но не индифферентные мутации, как предполагает теория преадаптации). Тогда мы должны будем все же допустить, что цепкий хвост, хватательные лапы, пригодные только для лазания по тонким ветвям, общая плавность движений, при которых избегается сотрясение ветвей (что могло бы спугнуть насекомых), изменяемость окраски и т. п. — все это должно было бы развиться именно в данной среде, т. е. путем последующего приспособления, как это предполагает теория Дарвина. Если же быть последовательным и проводить теорию преадаптации до конца, то мы неизбежно приходим к признанию чуда — к допущению возможности чудесного совпадения невероятного числа подходящих мутаций по целому ряду органов (в сущности, по всему организму).

Такое «объяснение» сводит на нет все достижения дарвиновской теории эволюции. Проблема целесообразности, блестяще разрешенная Дарвином, вновь уходит в область чудесного.

Таким образом, неодарвинизм, последовательно развивавшийся на основе представлений Вейсмана, де Фриза и первых генетиков, пришел вначале к полному отрицанию сущности теории Дарвина.

Только сравнительно недавно началась плодотворная деятельность генетиков-дарвинистов, которые пытаются при помощи экспериментальных методов анализа структуры популяций с применением математических средств контроля проникнуть глубже в те элементарные процессы, с которых начинается образование новых форм (видов).

Дискуссия, развернувшаяся в последние десятилетия вокруг вопросов генетики, имела своим предметом главным образом воззрения начального периода ее развития. Т. Д. Лысенко и его приверженцы не заметили глубокого перелома, наступившего в генетике уже в двадцатых годах текущего столетия и не увидели возрождения подлинного дарвинизма в популяционной генетике. Вся их «критика» показала лишь незнание современного положения биологической науки в целом. С другой стороны, их фактические «достижения» и попытки возродить ламаркизм основываются на полном пренебрежении к требованиям организации современного эксперимента — чистоты материала, надлежащего контроля и математической оценки надежности результатов.

2. СОВРЕМЕННОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ВОПРОСА О ФАКТОРАХ ЭВОЛЮЦИИ

Успехи в изучении динамики генетического состава популяции повлекли за собой пересмотр вопроса о факторах эволюции. Так как при этом внимание было сконцентрировано на внутривидовой дифференциации, то это привело к ограничению проблемы эволюции только вопросом дивергентного видообразования и в результате — к введению ряда новых факторов.

В настоящее время обычно различают следующие, друг от друга независимые, факторы эволюции: 1) мутирование, 2) естественный отбор, 3) случайные изменения в изолированной популяции и 4) ограничение свободы скрещивания при разных формах изоляции.

Ясно, что в этом перечне факторов эволюции содержится сопоставление весьма разнородных и далеко не равноценных явлений.

М у т и р о в а н и е является основой индивидуальной изменчивости. Однако само мутирование не определяет ни направления, ни темпов эволюции. Простое накопление мутаций ведет только к дезинтеграции и не может привести к каким-либо конструктивным изменениям. Однако накопление и комбинирование мутаций под контролем естественного отбора является основой эволюции. Ясно, что мутирование, строго говоря, не фактор, а источник материала для эволюции.

Е с т е с т в е н н ы й о т б о р представляет собой фактор направленного изменения состава популяции и преобразования морфофизиологической организации отдельных ее особей. Естественный отбор обусловливает прогрессивное приспособление организмов к условиям их существования и является единственным фактором, определяющим интеграцию признаков и частей организма и, следовательно, эволюцию организма как целого.

С л у ч а й н ы е и з м е н е н и я в генетическом составе могут иметь местное значение в отдельных изолированных популяциях, и в особенности при наличии значительных колебаний численности (популяционные волны). В малых популяциях они могут быть зафиксированы лишь в условиях строгой изоляции. Даже в небольших, но устойчивых популяциях их значение во всяком случае перекрывается естественным отбором. Ни в коем случае нельзя считать процессы случайного накопления и выпадения генов в популяциях обязательным условием ни видообразования, ни эволюции вообще.

О г р а н и ч е н и е с в о б о д ы с к р е щ и в а н и я (панмиксия) при различных формах изоляции имеет бесспорно большое значение для установления внутривидовой дифференциации. Поэтому различные виды изоляции являются обязательным условием типичного дивергентного видообразования (в пространстве). Однако изоляция не является необходимым условием эволюции вообще. Последняя может идти и без внутривидовой дифференциации форм при историческом преобразовании всей массы особей данного вида (видообразование во времени). При этом данный вид организмов может проходить последовательные стадии оформления новых видов по мере изменения окружающей обстановки.

Таким образом, ни панмиксия, ни ее ограничение не являются обязательными условиями эволюции, хотя и имеют значение весьма существенных факторов, определяющих формы и скорость этой эволюции.

При перечне этих общепринятых факторов бросается в глаза отсутствие указаний на роль внешней среды. Отчасти этот дефект восполняется введением дополнительного 5-го фактора — вселения в экологическую нишу (W. Ludwig).

Вселение в экологическую нишу, не занятую другими конкурентноспособными организмами, является несомненно исключительно важным фактором типичного видообразования. Однако как и изоляция, оно определяет лишь возможность размножения и дифференциации. Эволюция вида в целом не требует вхождения в новые экологические ниши.

Направление эволюции определяется при любых формах изоляции и в любой экологической нише только конкретными взаимоотношениями с неорганическими и биотическими факторами данной среды, т. е. тем, что Дарвин назвал борьбой за существование. К сожалению, именно этот важнейший фактор и выпал из современных представлений о факторах эволюции.

Что современная наука, стремясь к точным формулировкам, избегает таких расплывчатых понятий, как «борьба за существование», вполне понятно. Под влиянием популяционной генетики центр внимания был перенесен на механизм естественного отбора, действие которого может быть учтено с любой точностью. Иногда даже пытаются поставить знак равенства между борьбой за существование и естественным отбором. Однако дарвиновское понятие борьбы за существование во всяком случае весьма отлично от понимания естественного отбора. К. А. Тимирязев и Л. Морган пытались заменить это понятие Дарвина новым понятием элиминации. Последнее сходно с обычным представлением об отрицательном отборе и является безусловно значительным ограничением понятия борьбы за существование, так как при этом оно теряет свою динамичность.

Полностью заменить дарвиновское понятие борьбы за существование невозможно. Однако можно его немного уточнить и при этом внести в него полную определенность. Кроме того, его необходимо расчленить на ясно разграниченные категории. Под борьбой за существование в широком смысле слова следует понимать только борьбу за жизнь особей данного вида или популяции, т. е. внутривидовой процесс, а не борьбу всех против всех.

Не отрицая значения для видообразования ранее перечисленных факторов и особо отмечая большую роль изоляции и вселения в экологическую нишу, мы все же должны отметить, что необходимыми и достаточными условиями, определяющими возможность эволюции, являются только дарвиновские факторы: 1) мутирование, или наследственная изменчивость, как материал, 2) борьба за существование как контролирующий и направляющий фактор и 3) естественный отбор как преобразующий механизм эволюции.

Таким образом, после 100 лет непрерывной борьбы за дарвинизм, после колоссальных успехов в развитии биологии, после расцвета двух новых биологических дисциплин, разрабатывающих вопросы о факторах эволюции, — экологии и генетики, после глубочайшей разработки генетической теории естественного отбора и многочисленных полевых и экспериментальных исследований популяционной генетики мы неизбежно возвращаемся к первоначальным формулировкам Дарвина. С другой стороны, в понимание основных положений теории Дарвина вносится гораздо больше ясности, и это позволяет с неизмеримо большей точностью учесть значение каждого фактора. В дальнейшем будут рассмотрены в отдельности сначала факторы эволюции вообще, а затем, в главе об органическом многообразии, значение других факторов, которые играют основную роль в типичном дивергентном видообразовании.

3. ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЕЕ ФОРМЫ

> Почти каждая часть органического существа так прекрасно прилажена к сложным условиям его жизни, что кажется столь же невероятным, чтобы она внезапно возникла такой совершенной, как невероятно предположение, чтобы какой-нибудь сложный механизм был изобретен человеком прямо в своей самой совершенной форме.
>
> Многочисленные незначительные различия, появляющиеся в потомстве, несомненно или предположительно происходящем от общих родителей, и наблюдаемые у особей одного и того же вида, обитающих в одной и той же ограниченной местности, могут быть названы индивидуальными. . . Эти индивидуальные отличия крайне для нас важны, так как они часто наследственны. . .
>
> Ч. Дарвин.

Изменчивость и наследственность

В эволюции организмов находит свое выражение преемственность органических форм в процессе исторического развития всего органического мира, в основе которой лежит способность живого вещества к самовоспроизведению. В этой же способности кроются и возможности нарушения точности воспроизведения. Процесс эволюции и покоится, по Дарвину, на этих основных свойствах живых организмов, которые следует рассматривать как предпосылки его теории: наследственность и изменчивость являются основой эволюции.

Наследственность есть выражение преемственности органических форм в процессе размножения, при котором в потомстве возобновляются (т. е. заново развиваются) сходные структуры и функции.

Изменчивость есть выражение преемственности органических форм в процессе размножения, при котором в потомстве появляются (т. е. развиваются) несходные структуры и функции.

Связь между наследственностью и изменчивостью совершенно ясна: оба эти явления выражают различные стороны преемственности в процессе воспроизведения, именно сходство и несходство потомства с исходными формами (причем под исходными формами разумеются не только родительские, так как в наследовании может проявиться сходство не с родителями, а с более или менее далекими предками).

Сходство выражает известную устойчивость органических форм в ряду поколений, а несходство — их способность к преобразованию.

Так как всякое сходство познается только путем оценки различий, т. е. несходств, то и законы наследственности познаются через изучение закономерностей в процессах изменчивости, т. е. путем анализа форм последней и роли этих процессов в нарушениях сходства между родителями и их потомством.

Этот анализ явлений изменчивости среди потомков одних и тех же особей показал следующее.

1. Некоторые различия повторяются закономерно лишь в связи с известными условиями внешней среды, т. е. имеют характер непосредственной и определенной реакции организма на изменение некоторого внешнего фактора, например температуры, влажности, освещения, питания. Такие различия по сравнению с исходной формой мы называем **модификациями**.

2. Другие различия повторяются закономерно у определенной части особей даже и в том случае, если условия внешней среды оказываются совершенно одинаковыми для всех сравниваемых особей. Такие различия мы признаем наследственными. Анализ закономерностей их передачи потомству и привел к раскрытию законов наследственности.

Таким образом, законы наследственности, с одной стороны, выражают повторения, т. е. неизменность форм в ряду поколений, но, с другой сто-

роны, выражают и закономерности в передаче изменений (различий) от родителей к потомкам.

Эти различия могут иметь своим источником гибридизацию, т. е. скрещивание двух несходных особей; тогда мы говорим о *комбинациях*. Либо эти различия возникли заново в потомстве особей, никогда не имевших таких свойств; тогда мы говорим о *мутациях*.

Естественно, что для эволюционной теории наиболее интересна именно эта последняя категория наследственных изменений, так как только ими обусловливается возникновение новых свойств организма, а для эволюции, как для всякого подлинного развития, характерно именно новообразование, а не простое повторение и перекомбинирование.

Это отмечалось и Дарвином, хотя он употреблял другую терминологию. Дарвин различал изменчивость определенную и неопределенную.

Определенная изменчивость означает различия, связанные с изменениями в факторах внешней среды, при которых все особи данного вида, попавшие в сферу измененной среды, изменяются сходным образом. Мы имеем перед собой определенную, т. е. характерную для данного вида, реакцию организма на изменения внешней среды. По современной терминологии это в основном соответствует модификации. Надо сказать, что термин Дарвина гораздо лучше выражает характер изменений, чем индифферентный, ничего не говорящий термин «модификации». Этого рода изменчивости Дарвин придает второстепенное, т. е. во всяком случае подчиненное, значение в процессе эволюции.

Неопределенная изменчивость означает, по Дарвину, изменения, лишь косвенно связанные с изменениями внешней среды. Он предполагает существование реакций, осуществляемых через половую систему. Но это реакции не прямые и, ввиду их сложности, пока не воспроизводимые по произволу. Каждая особь реагирует по-своему. Специфика реакции определяется главным образом индивидуальными свойствами данной особи. Эти изменения, как правило, наследственны. Ясно, что это в основном те изменения, которые мы теперь называем мутациями. Однако частично сюда входили и их комбинации, и связанные с ними неприспособительные модификации. Нужно признать, что даже в том случае, если полностью приравнивать дарвиновские неопределенные вариации к современным мутациям, терминология Дарвина все же гораздо выразительнее. Неопределенность реакции вместе с наследственностью изменения служат наилучшими характеристиками мутаций. Между тем термин «мутация» (изменение) не выражает ни того ни другого.

Дарвиновские определения основных форм изменчивости являются наиболее удачными из всех существующих определений, так как даже современное определение модификаций и мутаций как ненаследственных и наследственных изменений лишено достаточной ясности и давало повод для многих недоразумений.

Термины «наследственная» и «ненаследственная» изменчивость часто понимаются неправильно. Дело в том, что уже сама определенность реакции всех особей данного вида на известные изменения в факторах внешней среды показывает, что характер реакции определяется специфическими особенностями данного организма, т. е. наследственными его свойствами. Организм иной наследственной конституции реагирует иначе. Способность к определенным реакциям является таким же наследственным свойством, как и любой иной признак, характеризующий известный организм. А так как любой признак организма есть результат развития и может рассматриваться как конечное звено в цепи известных (морфогенетических) реакций развивающегося организма, то ясно, что любая модификация отличается от «нормы», если о таковой вообще говорить, лишь тем,

что данная особь развивалась при не совсем обычных условиях внешней среды.

Строение любого организма определяется наследственной способностью к известным реакциям на определенных стадиях развития, в данных условиях внешней среды. В этом отношении и результаты этих реакций, т. е. признаки любого модификанта (т. е. модифицированной особи), являются наследственными в такой же мере, как наследственны и признаки любой нормальной особи. Это — различные выражения свойств, уже приобретенных в процессе эволюции. Для выявления модификаций требуются лишь некоторые менее обычные условия внешней среды. В этом смысле вполне понятно замечание Дарвина: «Быть может, самая верная точка зрения на этот предмет заключалась бы в том, чтобы считать наследование каждого признака правилом, а ненаследование — исключением». Правильность этого замечания легко установить при условии развития всех подопытных особей в одинаковой среде. В таком случае «ненаследование» было бы отмечено только в случае возникновения новой мутации, меняющей формы реагирования организма. Однако во избежание недоразумений лучше вообще не говорить о наследовании признаков организма. Определенно можно говорить лишь о наследовании свойств в смысле способности к известным реакциям во время развития организма. Каждая стадия развития определенного организма характеризуется своими нормами реакций на известные факторы внешней среды. *Наследственны*, следовательно, лишь *нормы реакций*.

Однако различия между модификантом и нормальной особью или между различными модификантами определяются не наследственными признаками этих особей (они ведь одинаковы, если мы оперируем с генетически однородным материалом), а тем, что эти особи развивались в разных условиях внешней среды (при разной температуре, влажности, питании и т. д.). А потому эти изменения в процессах развития особи (модификации) и эти различия в конечном их результате — в признаках особей (модификантов) — называются ненаследственными. Только в этом смысле модификации (т. е. изменения) ненаследственны, хотя конкретные свойства каждого модификанта, т. е. отдельной особи, вполне наследственны.

Мутации

Мутационная, или наследственная, изменчивость выражается появлением новых свойств организма, возникающих время от времени как неопределенная реакция клеток (в частности — половых клеток) на изменение физиологического их состояния, связанное с необычными условиями среды. Мутация — процесс и результат изменения, отличающего отдельные особи от остальных особей той же чистой линии или генетически однородной культуры, при воспитании тех и других в строго одинаковых условиях. Эти отличия проявляются и у потомства мутантов при развитии в тех же условиях, в каких развивается сравниваемая исходная форма, породившая данную мутацию.

Типичные мутации известны уже давно, и еще Дарвин ссылается на исторически зафиксированные случаи внезапного появления новых форм, которые сразу оказывались наследственно стойкими.

Такова остролистная мутация чистотела, появившаяся в 1590 г. в саду аптекаря Шпренгера (рис. 94). Эта мутация культивируется без заметного изменения и в настоящее время в некоторых ботанических садах. Таково же значение мутации земляники с простыми яйцевидными листьями, найденной ботаником Дюшеном (A. Duschesne) в 1761 г. и также культивируемой дальше в некоторых садах. В 1791 г. на одной

американской ферме недалеко от Бостона родилась коротконогая овца, которая стала родоначальницей анконской породы, разводившейся одно время из хозяйственных соображений (они не могли перескакивать через сравнительно низкие ограды). Недавно такая же мутация возникла вновь. Известны и более ценные мутации, которые были использованы для выведения новых пород животных и сортов растений. Так, получена порода крупного рогатого скота Niatta с бульдогообразной мордой, возникшая в Парагвае, в результате простой мутации. Результатом мутации явилась и мошамская порода мериносов с длинной шелковистой шерстью (рис. 95). Таким же путем возникли сорта винограда, апельсинов и мандаринов без косточек и махровые цветы различных садовых растений.

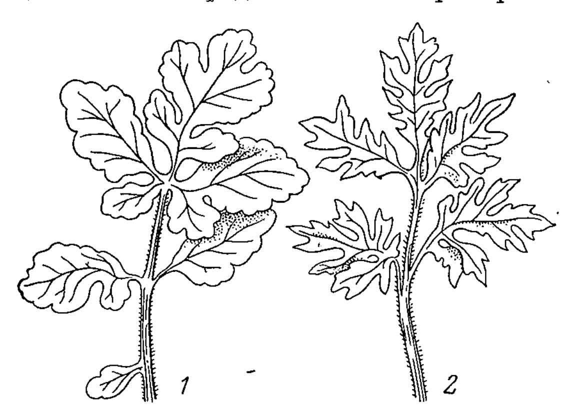
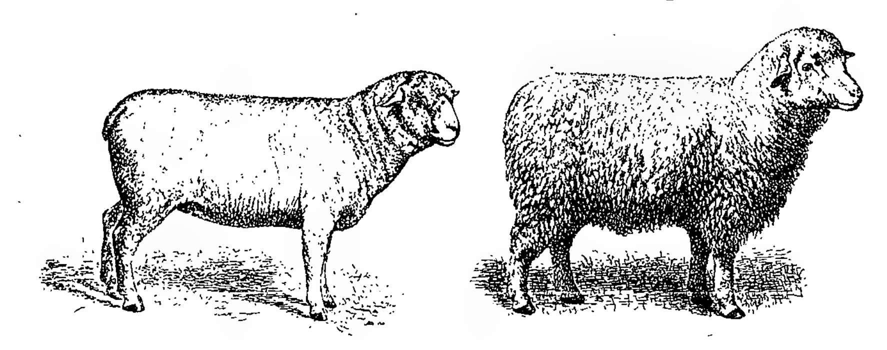


Рис. 94. Мутация чистотела (*Chelidonium majus*).
1 — нормальное растение; *2* — мутация *Ch. lacinatum.*

Известно и много других мутаций: кривоногость собак, однокопытность свиньи, безрогость коров, коз и овец, четырехрогость коз, бесхвостость собак, кошек и мышей, бульдогообразные морды собак, бесшерстность собак, пятипалость кур, оперенность ног у кур и голубей, хохлы на голове у кур и голубей, коротконалость человека, сростнопалость и другие.

Систематическое изучение мутаций у определенных видов организмов привело к открытию огромного их разнообразия. Из растительных объек-


Рис. 95. Меринос и возникшая из него в результате мутации длинношерстная мошамская порода овец. (Из Гольдшмидта).

тов наиболее полно изучены мутации у львиного зева, кукурузы, хлопчатника, пшениц и у других сельскохозяйственных культур. Из животных объектов с исключительной полнотой изучены мутации плодовой мушки (*Drosophila melanogaster*, рис. 96, и близкие виды). Довольно хорошо изучены также мутации у кур, кролика, морской свинки, домашней мыши.

Материальные основы мутаций. Итак, все новое создается только в процессе мутирования, т. е. в результате изменения наследственной основы организации (ее нормы реакций). Как отмечал еще Дарвин, ненаследственные изменения не играют существенной роли в эволюции. Они могут иметь лишь подчиненное значение.

Какова же основа наследственной изменчивости? Очевидно, поскольку организм развивается из оплодотворенной яйцеклетки, в основе наследственных изменений лежат изменения в самих половых клетках. Следовательно, должна быть и какая-то материальная база этих изменений половых клеток. Если некоторые исследователи говорят, что изменяется вся клетка в целом, то это бесспорно правильно. Однако неправильно было бы, если бы мы на этом основании отказывались от анализа. Ведь половые клетки дифференцированы, и притом мужская и женская половые

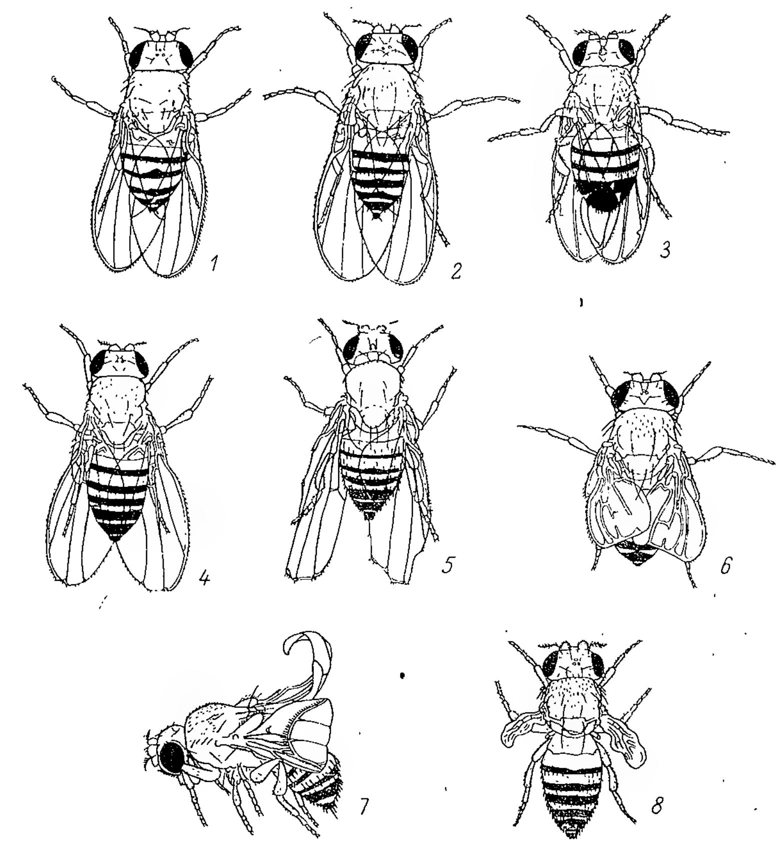


Рис. 96. Мутации плодовой мушки (*Drosophila melanogaster*). (Из Циммермана).

1 — vortex ♀; *2* — hairy ♀; *3* — Delta ♂; *4* — Notch ♀; *5* — Beaded ♀; *6* — rudimentary ♀; *7* — curled ♀; *8* — vestigial ♀.

клетки — по-разному. Естественно ожидать, что части дифференцированного целого несут различные функции и играют различную роль при возникновении наследственных изменений.

Имеется множество данных, показывающих одинаковую, в общем (за редкими исключениями), роль мужской и женской половой клетки в передаче свойств организма по наследству. Это намечает путь к оценке значения дифференцированных частей клетки в этой передаче. Так как сперматозоид вносит при оплодотворении яйцеклетки лишь ничтожную массу цитоплазмы, но совершенно полноценное ядро, то, естественно, главное внимание исследователей было обращено именно на ядро.

Специфичность числа хромосом для каждого вида животных или растений, их равное продольное расщепление в процессе митотического деления клетки, редукция их числа при созревании половых клеток и

восстановление диплоидного числа хромосом при оплодотворении заставили обратить основное внимание на эти существеннейшие элементы ядра. Наконец, явная роль хромосом в определении пола у раздельнополых организмов и новейшие исследования, показавшие бесспорную связь между изменением числа хромосом или нарушением их строения с изменением нормального развития и строения организма, т. е. возникновением мутаций, заставили смотреть на хромосомы как на индивидуализированные части ядра, наиболее ответственные за передачу свойств организма по наследству.

Мы должны подчеркнуть, что единственным реальным носителем наследственных свойств организма является вся половая клетка в целом. Хромосомы и их отдельные части (так как и хромосомы дифференцированы), однако, особо ответственны за специфическое течение процессов развития, ведущих при самом активном участии цитоплазмы к образованию нового организма со всеми его характерными свойствами.

Неправильно было бы сказать, что за одни процессы развития ответственна цитоплазма, а за другие — хромосомы или что известные части хромосомы определяют развитие определенных признаков. Взаимодействие хромосом ядра и цитоплазмы определяет лишь специфику обмена веществ всей клетки. Изменение известных частей хромосом влечет за собой определенные изменения в процессах обмена всей клетки в целом. В индивидуальном развитии организма участвуют составляющие его клетки опять-таки через процессы обмена. Специфический же характер обмена отдельных клеток зависит как от свойств ядра, так и от дифференцировки цитоплазмы, определяемой в свою очередь положением клетки в развивающемся организме, ее связями с другими клетками и т. д.

Одним словом, и в наследственной передаче свойств организма, и в процессах индивидуального развития клетка выступает как единое целое. Однако это — дифференцированное целое, и характер дифференцировки, а следовательно, свойства частей, и в частности состав хромосом, определяет через клеточный обмен веществ специфические свойства как половой клетки, так и любой клетки развивающегося организма. Специфика обмена веществ связана и со спецификой развивающихся структур.

Поэтому, считая половую клетку в целом носителем наследственных свойств организма, мы все же имеем право выделять отдельные продукты дифференцировки как части, особо ответственные за течение тех или иных процессов развития, а следовательно, и за развитие тех или иных признаков организации и связанных с ними функций.

Изменения в хромосомах ведут к изменениям в процессах обмена веществ, и лишь через посредство этих изменений приводят к определенному уклонению в индивидуальном развитии организма. Значение изменения в хромосомах, однако, совершенно ясно. В основе всех мутаций лежат либо грубые изменения числа хромосом или их видимой структуры, либо более тонкие, непосредственно неуловимые изменения, устанавливаемые лишь косвенными методами исследования (гибридологическим анализом).

I. Геномные мутации.

1. **Полиплоидия,** т. е. изменение числа полных наборов хромосом, может быть следствием нерасхождения гомологичных хромосом при задержке редукционного деления. Такая задержка бывает результатом неблагоприятных физических влияний (например, низкой температуры), а иногда следствием невозможности конъюгации слишком различных хромосом у межвидовых гибридов. Отсутствие редукционного деления ведет к образованию половых клеток с диплоидным числом хромосом. При соединении такой половой клетки с нормальной образуется трипло-

идный организм, при соединении двух половых клеток с нередуцированным числом хромосом получается тетраплоидный организм. У растений задержка обычного клеточного деления может привести и к тетраплоидии соматических тканей целого побега, а вместе с тем и к диплоидии спор и половых клеток. Образование полиплоидов играет несомненно некоторую роль в эволюции растительных организмов. Так, известно, что различные виды шиповника отличаются друг от друга по числу наборов хромосом (рис. 97), т. е. относятся как полиплоиды к некоторой исходной форме с обыкновенным диплоидным набором в 14 хромосом. Весьма вероятно, что именно образование полиплоидов послужило началом для расхождения этих видов. То же самое касается пшениц (в основе 14 хромосом) и многих других растений.

Нередко тетраплоиды отличаются мощностью развития и большей стойкостью в суровых климатических условиях и по отношению к заболеваниям. Этим, очевидно, объясняется довольно большая распространенность полиплоидных видов растений в высоких широтах и в горных местностях.

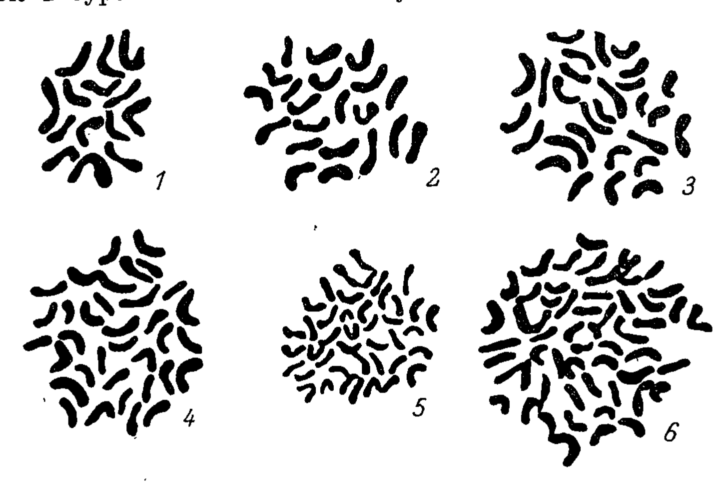


Рис. 97. Наборы хромосом у различных видов шиповника (*Rosa* sp.).

1 — диплоидный; 2 — триплоидный; 3 — тетраплоидный, 4 — пентаплоидный; 5 — гексаплоидный; 6 — октаплоидный.

У животных при их раздельнополости и обычном хромосомном механизме определения пола полиплоидия связана с нарушением этого механизма и приводит к образованию промежуточных (интерсексуальных) и вообще отклоняющихся от нормы в половом отношении форм. Кроме того, и межвидовая гибридизация у животных в природе обычно не наблюдается и, следовательно, не может быть источником полиплоидии. Поэтому можно считать, что образование полиплоидов не играло сколько-нибудь заметной роли в эволюции животных. В некоторых случаях, однако, и у животных наблюдается полиплоидия, связанная с партеногенетическим размножением (*Artemia salina* и немногие насекомые).

2. **Гетероплоидия** как изменение нормального числа хромосом может быть также вызвана частичной задержкой в редукционном делении или в обычном митотическом делении клетки, при котором хромосомы одной или нескольких пар не расходятся в дочерние клетки, а остаются в одной из них. В таком случае одна из клеток получает одну или несколько лишних хромосом сверх нормального гаплоидного или диплоидного набора. У растений такие формы могут оказаться жизнеспособными. Как правило, они отличаются от исходной формы по своим признакам, например серия

различных гетероплоидов обыкновенного дурмана (*Datura stramonium*). Известно, что и близкие виды отличаются нередко видимым присутствием отдельных лишних хромосом. По-видимому, хромосомный набор обыкновенной яблони возник из основного для розоцветных диплоидного набора в 14 хромосом через удвоение трех хромосом, так что получилось 17 хромосом, и дальнейшее удвоение всего набора до 34 хромосом. Обычно, однако, гетероплоиды мало жизненны, неплодовиты или во всяком случае неустойчивы при размножении семенами. В садоводстве такие растения все же используются. Так, например, все культивируемые сорта черешни имеют на одну—три хромосомы больше, чем дикие виды. Такие растения размножаются методом прививки.

Ясно, что гетероплоидия не могла играть большой роли даже в эволюции растений, не говоря уже о животных.

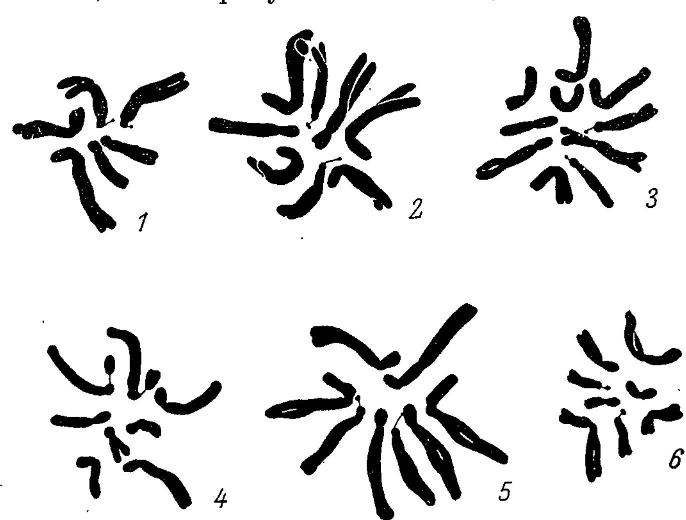


Рис. 98. Видовые различия в хромосомных наборах разных видов скерды (*Crepis*). (По С. Г. Навашину).

1 — C. capillaris; 2 — C. tectorum; 3 — C. asturica; 4 — C. cetosa; 5 — C. diocoridis; 6 — C. neglecta.

3. **Хромосомные перестройки** состоят в перемещении более или менее значительных участков хромосом на другие хромосомы или в пределах той же хромосомы. Эти перестройки могут явиться случайным результатом разрывов хромосом после их конъюгации. Такие разрывы происходят вполне закономерно, но обычно приводят лишь к обмену участками между гомологичными хромосомами. Выпадения участков хромосом обычно приводят к нежизнеспособности.

Межхромосомные перестановки (транслокации) иногда также оказываются нежизненными или во всяком случае приводят к значительному снижению плодовитости или полной стерильности при скрещивании с исходной формой. Однако все же возможно образование вполне устойчивых и плодовитых форм при скрещивании между собой. Поэтому такие перестройки могли играть известную роль в процессе эволюции. Сравнение хромосомных пластинок близких видов показывает, что в процессе эволюции такие перестройки действительно происходили нередко. Таковы, например, различия между хромосомами разных видов скерды (*Crepis*) из растений (рис. 98) или между хромосомными наборами различных видов плодовой мушки (*Drosophila*).

Внутрихромосомные перестановки, повороты (инверсии) и удвоения (дупликации) играют несом-

ненно весьма видную роль в процессе эволюции, как это показывает анализ межвидовых различий. Так, например, на рис. 99 показаны различия в строении хромосом двух близких видов дрозофилы. Нужно полагать, что особенно велико значение удвоения участка хромосомы, так как в этом случае добавочный участок хромосомы может дать начало совершенно новым дифференцировкам и привести к реальному усложнению структуры наследственного вещества.

II. Генные мутации.

4. **Точечные, или генные, мутации** связаны с изменением крайне ограниченных участков хромосом, соответствующих одному гену, т. е. одной единице гибридологического анализа (которая при ее изменении приобретает значение аллеломорфа, т. е. одного из двух сопряженных факторов,

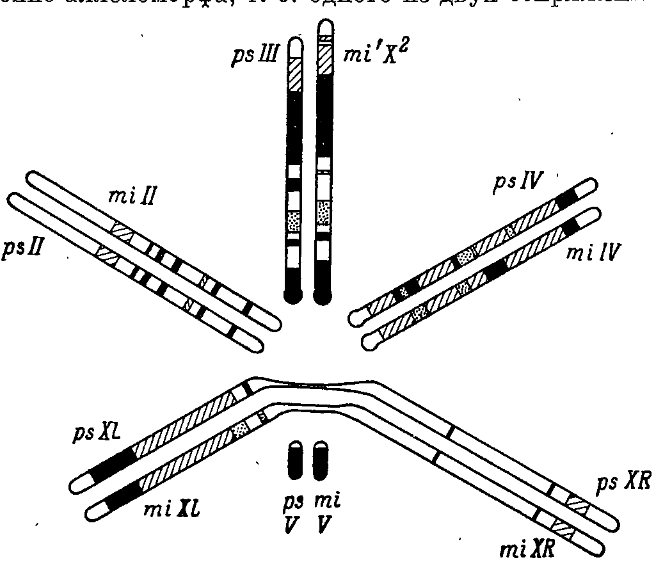


Рис. 99. Сопоставление структуры хромосом двух близких видов плодовой мушки — *Drosophila pseudoobscura* и *D. miranda*. (По Добжанскому).

Участки хромосом одинаковой структуры оставлены белыми. Инвертированные участки обозначены косой штриховкой, транслокации — точками, участки, гомология которых не установлена, — черным цветом.

расходящихся в потомстве гибридов). Это несомненно самые обычные наследственные изменения, которые имеют основное значение в процессе эволюции. Скрещивание различных форм (подвидов, экотипов) внутри вида показывает наличие многочисленных различий этого порядка. В тех случаях, когда возможны межвидовые скрещивания, можно установить, что и межвидовые различия покоятся на многочисленных точечных изменениях хромосом.

Если мы признаем, что в основе наследственных изменений лежат более или менее значительные изменения структуры хромосом, то это, конечно, нельзя истолковывать таким образом, что в изменениях хромосом лежит причина эволюции. В этих изменениях мы видим лишь индифферентную материальную базу эволюции, которая получает свое направление через процессы естественного отбора наиболее жизнеспособных (при данных условиях) особей.

Несомненно, что изменения в хромосомах связаны с наследственными изменениями в строении организма, однако нельзя сказать, что изме-

нения в хромосомах сами по себе определяют известное наследственное изменение. Мы уже отмечали, что ядро, а следовательно и хромосомы, взаимодействуя с цитоплазмой и другими компонентами клетки, участвуют в процессах обмена веществ, и только таким косвенным путем их влияние сказывается и на процессах развития, а через это — и на изменение признаков организации.

Давая оценку хромосомным изменениям как базе наследственных изменений мы этим нисколько не утверждаем, будто бы цитоплазма в процессе эволюции не изменяется. Наоборот, не может быть никаких сомнений в том, что и цитоплазма изменяется. Невозможность оплодотворения яйцеклетки чуждым сперматозоидом резко отличного вида или гибель полученного гибридного зародыша объясняются именно несовместимостью цитоплазмы с чуждым ей ядром (сперматозоида), которые не могут взаимодействовать в нормальном обмене веществ. Несомненно, что и цитоплазма изменяется. Однако эти изменения гораздо более постепенны, и внутривидовые различия обычно неуловимы. Но все же случаи таких различий известны. При скрещивании особей, отличающихся своей цитоплазмой, мы наблюдаем наследуемость известных особенностей только со стороны матери — «матроклинию». Обратное скрещивание дает в таких случаях всегда иной результат.

Таким образом была доказана (Корренс и R. Wettstein) цитоплазматическая передача пестролистности у ряда растений. У растений имеются и особые органеллы, при помощи которых осуществляется такая передача. Это — хлоропласты, или хлорофилльные зерна. Однако известно, что и у животных многие процессы индивидуального развития начинаются по материнскому пути. Правда, значение этих фактов не столь велико, так как вместе с тем доказано, что это зависит от особенностей дифференцировки цитоплазмы яйца, а дифференцировка цитоплазмы определяется ядром.

Не подлежит сомнению, что многие так называемые длительные модификации представляют результат передачи известных особенностей потомству через цитоплазму. Эта передача, однако, не столь совершенна, и такая модификация постепенно угасает.

Факты механики развития также показывают, что именно в дифференцировке цитоплазмы мы имеем основной аппарат индивидуального развития. По-видимому, в цитоплазме яйцеклетки заключается первичный регуляторный аппарат формообразования, защищающий механизм индивидуального развития от его нарушений.

Во всяком случае не подлежит никакому сомнению, что и в индивидуальном развитии, и в процессе наследственного изменения мы имеем теснейшее взаимодействие между ядром и цитоплазмой, так что половая клетка, как и ее производные, всегда функционирует и изменяется в целом.

Источники наследственных изменений. Дарвин полагал, что источником неопределенных, наследственных изменений являются факторы внешней среды.

Попытки вызвать образование мутаций действием внешних агентов долгое время оставались безуспешными. Однако после введения достаточно надежных методов для учета новых мутаций американцу Мёллеру, а затем и другим исследователям удалось получить таковые сначала путем действия рентгеновских лучей, а потом и применением других агентов — ультрафиолетовых лучей, повышенной температуры, химических веществ. В результате таких воздействий получались как хромосомные перестройки различного порядка, так и генные мутации. Однако всегда результат был таким же «неопределенным», как и в природе. В экспериментальных условиях обычно повторялись те же мутации, которые возникали и спонтанно в лабораторных (или полевых) культурах. Это давало генетикам возможность толковать результаты опытов как «ускорение» естественного процесса мутирования. Однако, учитывая сложность строения и функций организма и историческую обоснованность его реакций, мы должны согласиться с Дарвином, что специфика изменения всегда определяется в гораздо большей степени индивидуальными особенностями самого организма, его конструкцией, чем характером внешнего воздействия. Поэтому нас не должно удивлять, что при применении определенных факторов получаются разные мутации, и под влиянием различных агентов получаются в общем те же мутации, какие встречаются и в природе.

Это не значит, что получение определенных мутаций совершенно невозможно. Нужно думать, что в конце концов удастся получить специфические наследственные изменения действием определенных факторов на известной стадии развития данного организма (генотипа) при определенном его физиологическом состоянии. Что и физиологическое состояние организма не безразлично, показывают установленные факты значительного повышения числа мутаций при старении семян (М. С. Навашин, H. Stubbe). Все же проблема получения направленных мутаций не безнадежна; это показывают факты произвольного получения полиплоидов у многих растений. Впервые это удалось добиться американцу Блёксли (A. Blakeslee) действием колхицина на семена. Впоследствии трудами советского ученого А. А. Шмука установлено, что подобным же, а частью и еще более эффективным действием обладают аценафтен и целый ряд других химических веществ. Механизм возникновения полиплоидии относительно прост: он состоит в задержке клеточного деления, при котором расщепившиеся уже хромосомы остаются в одной клетке, вместо того чтобы разойтись в две дочерние. Полиплоиды нередко отличаются мощностью развития, повышенной урожайностью и значительной устойчивостью. Поэтому экспериментальная полиплоидия имеет большие перспективы использования в растениеводстве. Не подлежит сомнению, что получение других, более тонких, определенных наследственных изменений также возможно. Эти вопросы стоят сейчас на очереди. Теоретически мы допускаем также возможность параллельного изменения соматических и половых клеток на тех стадиях, когда они еще не обладают специфической дифференцировкой — именно в точках роста у растений.

Химические основы мутаций и их выражений. Важнейшей составной частью хромосом является, по современным данным, дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), молекула которой состоит из длинной, спирально закрученной, парной цепочки нуклеотидов, т. е. сахарофосфатных групп, связанных меж собой парами пуриновых и пиримидиновых оснований. В настоящее время нельзя еще сказать, лежит ли в основе каждой хромосомы одна гигантская молекула ДНК или эти молекулы формируют лишь отдельные гены. Во всяком случае, каждая молекула ДНК характеризуется определенным чередованием четырех возможных оснований в виде двух дополняющих пар — тимин с аденином и цитозин с гуанином. Порядок этого чередования определяет индивидуальность каждой молекулы. Обе пары оснований каждого звена связаны меж собой слабой водородной связью. Разрыв этих связей ведет к продольному расщеплению всей молекулы. Каждая отдельная цепочка способна присоединить к себе дополняющие группы каждого звена и таким образом восстановить свое нормальное парное строение. Следовательно, молекула ДНК способна к самовоспроизведению. Вместе с тем, по-видимому, молекула ДНК контролирует также синтез других специфических клеточных субстанций с индивидуализированной структурой, и прежде всего рибонуклеиновой кислоты, которая является характерной составной частью цитоплазмы. Предполагается, что нуклеиновые кислоты определяют также синтез белковых тел, и в том числе, прямо или косвенно, целой серии специфиче-

ских клеточных ферментов. Таким образом, химическая основа хромосом — дезоксирибонуклеиновая кислота является, очевидно (во взаимодействии с веществами цитоплазмы), основным регулятором всего клеточного метаболизма.

Можно думать, что каждая мутация есть результат некоторой перестройки молекулы ДНК и связана с изменением расположения пар оснований хотя бы в одном только звене. В таком случае следует ожидать, что мутации вызываются химическими агентами и выражаются прежде всего в изменении клеточного метаболизма и в изменении его продуктов.

Основными методами получения мутаций являются до сих пор воздействия ионизирующей радиации. Кроме того, возможно получение мутаций действием ультрафиолетовых лучей и химических агентов. Наконец, возможны и спонтанные мутации, частота которых нарастает с повышением температуры в известных пределах по закону Вант-Гоффа. Это является указанием на химическую их природу. Увеличение числа мутаций во время пребывания спермы в семяприемниках самки (у дрозофилы), а также при хранении семян говорит в пользу возможного влияния нормальных метаболитов. В пользу того же говорит и значительное увеличение числа мутаций в результате температурного шока (несомненное нарушение метаболизма). Ультрафиолетовые лучи избирательно поглощаются нуклеиновыми кислотами, и особенно ДНК. Максимум поглощения лежит на волне 2600 Å, и на этой же волне получается максимальное число мутаций. Наконец, действие ионизирующей радиации прямо пропорционально применяемой дозе, т. е. числу ионизаций. Так как ионизация сопровождается образованием перекиси водорода, которая также является мутагенным фактором, то, очевидно, основой мутационных изменений является локальная перестройка молекулы ДНК на месте ионизации. У бактерий, кроме того, было установлено трансформирующее влияние экстрактов, содержащих ДНК мутировавшего штамма, на нормальный штамм. По-видимому, это связано с прямым вхождением элементов чуждой ДНК в состав генотипа.

Если молекула ДНК прямо или косвенно контролирует клеточный метаболизм, то мутация должна прежде всего выразиться в химическом изменении его продуктов. Очень хорошо изучено наследование окрасок цветов и плодов у растений. Мутации связаны здесь с изменением химической структуры растворенных в клеточном соке пигментов: антоцианов и антоксантинов, которые образуются из цианидина в различных условиях окисления или восстановления. Различные каротиноиды, образующиеся в пластидах и определяющие окраску плодов, листьев и других органов растений (от желтой до красной), также легко перестраиваются, и эти химические перестройки связаны с простыми мутациями.

Наследование количественных и качественных различий других веществ — углеводов, белков, жиров и витаминов — обнаруживает также закономерности, характерные для простых мутаций. Содержание этих веществ в эндосперме кукурузы хорошо изучено. Установлены зависимости от целого ряда генов, выведены соответствующие линии, и это дает возможность путем скрещиваний сильно изменять содержание углеводов, белков, жира и витаминов в зернах кукурузы. Во многом изучены также антигенные различия белков. Внутривидовые различия в антигенах поверхностного слоя эритроцитов крови человека, выявляющиеся в известных группах крови (A, B, AB и O), обусловлены серией аллеломорфных генов из трех членов. Высокая яйценоскость кур оказалась также связанной с определенным комплексом антигенов.

Генные различия доказаны и в наследовании потребности в определенных питательных веществах. Это особенно тщательно изучено у гриба *Neurospora crassa*. Таким образом, в настоящее время накопилось много

фактов, показывающих, что генная мутация изменяет строение химических веществ, входящих в состав клетки, а это в свою очередь является результатом изменения относительных скоростей реакций, определяемых специфическими ферментами.

У животных результатом даже самых простых химических изменений оказывается значительная перестройка развития, ведущая не только к изменению физиологических свойств организма, но и к более или менее значительным морфологическим различиям. Мы знаем, что в основе детерминации морфологических структур лежит обычно ей предшествующая хемодифференциация веществ цитоплазмы. Явления контактной индукции определяются, очевидно, прямой передачей химических веществ — метаболитов. Действие этих веществ меняет формы реагирования клеток и целых клеточных масс, отвечающих формообразовательными движениями на те или иные раздражения.

Даже такие простые изменения, как окраска покровов животного, зависят не только от химических реакций пигментообразования, но и от некоторых более сложных процессов, определяющих распределение пигментов. Последнее также контролируется генами, как это показано в отношении распределения окраски у различных животных, в том числе в перьях птиц и в волосах млекопитающих. Черная окраска обыкновенного аксолотля определяется не только развитием меланина, но и расположением меланофоров в коже под эпидермисом. У белых аксолотлей имеются такие же меланобласты, как и у черных, и в них также может откладываться меланин. Однако меланобласты, даже взятые от черных аксолотлей, не мигрируют в кожу белых аксолотлей. В этом случае мутация, вызванная изменением одного гена, выражается, очевидно, в изменении метаболизма клеток эпидермиса, и это делает нормальную реакцию меланобластов невозможной. Оперенность ног у кур зависит от одного только гена, который меняет форму реагирования клеток мезенхимы в зачатках задней конечности. Мезенхима, которая должна была войти в состав скелетогенного материала, мигрирует под кожу заднего края конечности и вызывает здесь реакцию, характерную для передней конечности, — закладку двух рядов маховых перьев. Скелет последних пальцев соответственно недоразвивается (брахидактилия).

Если мутации есть результат перестройки молекулы ДНК, и первым их выражением является изменение в комплексе клеточных ферментов, а следовательно и в метаболизме, то вполне понятными становятся вредность большинства мутаций и летальные последствия очень многих мутаций в гомозиготном состоянии.

Однако вредность мутаций имеет условный характер, и в известных комбинациях вредная мутация может не только утратить свою вредность, но и получить положительное значение. Даже простая, несомненно вредная мутация может в известных условиях оказаться положительным приобретением. У человека известно довольно много мутаций, связанных с изменением строения гемоглобина. Это типичные примеры химических мутаций, проявляющихся в виде наследственных заболеваний крови. В данном случае интересны доминантные мутации серповидноклеточной анемии негров и талассемии жителей средиземноморских стран. Эти мутации в гомозиготном состоянии летальны, а в гетерозиготном состоянии вызывают анемию. Серповидноклеточность (эритроциты при содержании пробы крови в камере принимают серповидную форму) определяется одним геном S и выражается в изменении химического состава гемоглобина: кроме нормального гемоглобина, эритроциты содержат гемоглобин S, в котором нарушено построение его пептидной цепи: глутаминовая кислота замещена другой аминокислотой — валином. При талассемии эритроциты содержат эмбриональный гемоглобин F.

Вредность этих мутаций даже в гетерозиготе несомненна, однако они довольно широко распространены в малярийных местностях, обнаруживаясь иногда более чем у одной трети всего населения. Это указывает на положительное значение мутаций в известных условиях. Оказывается, в обоих случаях мутация обусловливает устойчивость по отношению к малярии (очевидно, измененный гемоглобин не является подходящей средой для размножения малярийного плазмодия), и естественный отбор поддерживает существование и распространение этой мутации в малярийных местностях.

Коррелятивная изменчивость. Дарвин уделял большое внимание изучению соотносительной изменчивости и приводил много конкретных примеров. В настоящее время этот вопрос можно дифференцировать. С одной стороны, это могут быть сопряженные изменения, зависящие более или менее непосредственно от строения наследственной субстанции и ее взаимодействия с цитоплазмой в процессах обмена (геномные корреляции). С другой стороны, первичные изменения в процессах индивидуального развития одних частей естественно влекут за собой изменения в процессах развития других частей. В этом случае соотносительные изменения устанавливаются лишь косвенно через посредство взаимозависимостей между морфогенетическими процессами (морфогенетические корреляции) или через типичные функциональные связи (эргонтические корреляции). Эти вопросы будут подробно рассмотрены в гл. VI. Здесь же мы отметим очень широкую распространенность различных корреляций и подчеркнем их значение уже на самых начальных этапах эволюционного процесса.

В мутациях коррелятивные изменения проявляются в виде так называемой плейотропии. Примеров плейотропного, т. е. множественного, выражения мутаций известно сейчас очень много. В сущности, ни одна мутация никогда не ограничивается одним признаком, но захватывает самые различные стороны организации, а вместе с тем, и это особенно существенно, всегда отражается на функциях организма, и в частности на основных его жизненных проявлениях.

Значение мутаций и их комбинаций как основного материала эволюции

В большинстве случаев мутации проявляются не только в изменениях различных видимых признаков, представляя более или менее ясные нарушения нормального строения организма, но обычно связаны и с пониженной плодовитостью и другими нарушениями его физиологических свойств. Как это обстоятельство оценивать в перспективе возможного участия мутаций в процессе эволюции?

Прежде всего отметим, что в силу длительной предыдущей эволюции у любого ныне живущего организма установилась уже его общая весьма полная приспособленность к нормальным для него условиям существования. Поэтому всякое, почти без исключения, уклонение в его строении или функциях проявляется как неблагоприятное нарушение установившихся соотношений между организмом и средой. Кроме того, в процессе эволюции установилось и вполне определенное соотношение между различными органами и их функциями, которое гарантирует нормальную жизнедеятельность всего организма в целом. Ясно, что любая мутация, касающаяся каких-либо признаков организации, если она даже случайно не затрагивает непосредственных связей между организмом и средой, все же так или иначе затрагивает эту внутреннюю согласованность организации. В результате — нарушение жизненных функций организма,

приводящее к ослаблению жизнеспособности, к уменьшению плодовитости к понижению сопротивляемости болезням и т. п.

Это делает вполне понятным то, что для огромного большинства мутаций установлено их неблагоприятное влияние на жизнеспособность и плодовитость даже в условиях лабораторных и полевых культур. В природных условиях существования нарушение общей приспособленности мутанта к условиям среды должно сказываться еще гораздо резче. Вместе с тем понятно также, что вредное влияние мутации обнаруживается чаще у высших организмов со сложной взаимосвязью процессов индивидуального развития.

У бактерий и низших грибов каждая мутация означает изменение обмена, которое может быть прямо использовано как положительное приобретение в определенной среде обитания. При изменении внешней среды обычно достаточно одной или немногих мутаций для приспособления к этому изменению. У сосудистых и особенно у цветковых растений организация создается в гораздо более сложных процессах индивидуального развития, и поэтому каждое изменение в клеточном метаболизме вызывает более значительный морфофизиологический эффект. Все же у растений очень многие мутации оказываются вполне жизнеспособными. Значение накопления малых мутаций для эволюции было в свое время показано немецким ботаником Э. Бауром. Однако у растений известны и достаточно крупные мутации, которые не только жизнеспособны, но иногда даже превосходят в некоторых отношениях исходную форму. По наблюдениям Штуббе, некоторые мутации львиного зева (*Antirrhinum majus*) при культуре на свободе превосходят исходную форму по числу цветков и по продукции семян. Встречаются и мутации, более устойчивые по отношению к грибковым заболеваниям. Кроме того, ясно выявилась зависимость селекционного преимущества разных мутаций от условий внешней среды, так что в одних условиях (например, жаркое лето) преимущество получает одна мутация, а в других — другая.

У растений жизнеспособными оказываются иногда и очень крупные мутации, меняющие не только типично видовые признаки, но и признаки, которые мы привыкли считать родовыми или даже характерными для представителей разных семейств. Подобные мутации, по-видимому, действительно, могли лежать в основе возникновения крупных таксономических подразделений, дополняясь, конечно, очень многими малыми мутациями. Такие крупные мутации описаны, например, у *Anemone pulsatilla* (Циммерманн) и у *Antirrhinum majus* (Штуббе, Веттштейн).

Для животных, в особенности для насекомых и позвоночных, именно в силу сложности строения и взаимосвязанности частей в процессах развития крупные мутационные изменения являются по существу уродствами. В гомозиготном состоянии такие мутации сразу устраняются как мало жизнеспособные формы. Отдельная мутация вообще чаще всего осуждена на гибель, даже если она относительно безвредна. Однако мы знаем, что все мутации возникают повторно. В этом случае любая мутация может сохраниться и размножиться.

Если, как правило, мутации представляют вредные для их обладателей нарушения нормального строения и функций организма, то казалось бы странным, каким образом за счет такого неблагоприятного материала, как мутации, может строиться процесс приспособления, процесс прогрессивной эволюции. Если мы раньше подчеркивали относительную полезность любого приспособления, то теперь мы с тем же основанием должны подчеркнуть и относительность вреда таких нарушений установившейся приспособленности.

Так, например, для нормальных диких плодовых мушек (*Drosophila melanogaster*) оптимальной температурой культивирования является 25° С.

Некоторые мутации, которые при этой температуре были менее жизнеспособны, чем нормальные мушки, при других температурах оказались, наоборот, более стойкими. Это подтверждает наше предположение об условной вредности мутации: при изменении условий внешней среды прежнее «нарушение» может оказаться благоприятным изменением.

С другой стороны, многие организмы обладают известной способностью к регуляторным изменениям и к индивидуальному приспособлению (к адаптивным модификациям), благодаря которым возможно до известной степени восстановление нарушенных мутацией соотношений в процессе развития особи.

В связи с этим мы должны также обратить особое внимание на то обстоятельство, что у диплоидов в природных условиях естественный отбор никогда не имеет дела с отдельными мутациями.

Прежде всего, любая новая мутация возникает и распространяется в популяции данного вида организмов всегда только в гетерозиготном состоянии, т. е. в весьма ослабленном выражении (рецессивность или полудоминантность мутаций). В этом случае даже многие летальные мутации мало сказываются на общей жизнеспособности организма. Так как при скрещивании с нормальными особями они передаются половине потомства вновь в гетерозиготном состоянии, то такие мутации свободно размножаются и при половом воспроизведении распространяются в популяции. Если выражение мутации неблагоприятно даже в гетерозиготном состоянии, то естественный отбор будет препятствовать ее распространению, и она не достигнет большой концентрации. Если же гетерозигота не обладает сниженной жизнеспособностью в данных условиях, то она будет свободно распространяться, до тех пор пока не начнутся более частые скрещивания между гетерозиготами и не появятся в результате этого гомозиготы с характерными для них мутантными признаками. В редких случаях положительной оценки этих признаков средой, хотя бы в локальных условиях, мутация явится предметом положительного отбора и быстро завоюет всю локальную популяцию. Мы знаем примеры такого распространения единичных мутаций. Так, возникшая в долине верховья реки Иссык (в Заилийском Алатау) левозавитая мутация улитки *Fruticicola laatzi* вытеснила здесь почти полностью (на 96%) исходную правозавитую форму. Рецессивная мутация в строении зубов у полевой мыши (*Microtus arvalis*) встречается у большого числа особей в северной Германии. Меланистическая мутация хомяка *Cricetus cricetus*, встречающаяся изредка повсеместно, увеличилась в своей численности в долине нижнего течения реки Белой и стала затем распространяться по северной границе ареала распространения хомяка все далее на запад.

В огромном большинстве случаев выражение гомозиготной мутации получит отрицательную оценку в условиях ее существования и подвергнется суровой элиминации, которая ограничит ее дальнейшее распространение. Однако в любой природной популяции распространяется не одна мутация, а очень и очень многие. При половом размножении все они комбинируются самым различным образом. Каждая комбинация отличается своими свойствами, и при различиях по очень многим наследственным факторам каждая особь оказывается носителем своей глубоко индивидуальной и по сути неповторимой комбинации.

При комбинировании наследственных изменений (мутаций) наблюдается, однако, не простое суммирование признаков (или их количественных показателей), а интеграция новых качеств. Если одна мутация вызывает нарушение жизненно важных соотношений, то другая мутация может это соотношение восстановить и таким образом нейтрализовать вредное влияние первой мутации. Так, у амбарной огневки (*Ephestia kühniella*), а также у плодовой мушки (*Drosophila*) были найдены мутации, которые

в отдельности снижают жизнеспособность, но в определенных комбинациях дают не только восстановление, но иногда даже превышение жизнеспособности по сравнению с нормой. Это указывает на большое значение комбинирования мутаций.

В результате комбинирования возможны не только нейтрализация неблагоприятных выражений разных мутаций, но и возникновение совершенно новых физиологических и морфологических свойств организма, которые в данных условиях существования получают значение положительных приобретений. Такие новые приобретения могут распространиться под контролем естественного отбора и могут послужить материалом для образования новых экологических или географических рас при участии различных форм изоляции. Они могут явиться основой и для преобразования всего вида в целом.

Наследственные «неопределенные» вариации Дарвина представляют несомненно индивидуальные уклонения очень разнообразного происхождения. Связанные в своем возникновении с изменениями в факторах внешней среды и усложненные скрещиванием различных особей, они заключают в себе многочисленные мутации в самых разнообразных комбинациях. Особое значение, как будет видно дальше, мы приписываем именно тому обстоятельству, что наследственные изменения всегда сопровождаются и модификационными, так как во многих случаях именно последние гарантируют целостность и жизненность изменения всей организации.

Если все мутации, взятые в отдельности, вредны, т. е. связаны с нарушением установившихся соотношений, то это ясно показывает, что ни одна мутация сама по себе не является этапом на пути эволюции. Процесс эволюции ни в коем случае нельзя себе представлять (как это делают защитники мутационной теории) результатом простого суммирования мутаций. Каждая мутация подлежит сначала известному преобразованию и комбинированию под руководящим влиянием естественного отбора.

Судьба различных мутаций складывается при этом по-разному. Безусловно вредные мутации, конечно, сразу устраняются, если их вредность проявляется и в гетерозиготном состоянии. Однако и безусловно вредные мутации иногда не имеют заметного выражения в гетерозиготе. Крайним случаем этого являются летальные мутации, которые в гетерозиготном состоянии бывают вполне жизнеспособными, между тем как гомозиготная мутация гибнет. Также может иметь место и появление другой летали в гомологичной хромосоме. Тогда жизнеспособной оказывается только гетерозигота по обеим леталям, а обе гомозиготные комбинации гибнут. В этом случае размножается всегда только гетерозигота, и в ней возможно дальнейшее накопление подобных мутаций, если они не имеют неблагоприятного выражения в гетерозиготном состоянии. Могут быть целые системы сбалансированных леталей (Мёллер). Это, как сказано, крайний случай, который, вероятно, в эволюции большой роли не играет. Однако далее мы ознакомимся с близким явлением преимущественного переживания гетерозиготных особей по обычным мутациям, которое заслуживает большего внимания. Для нас важно существование лишь условно или частично вредных мутаций, а также большого числа малых мутаций, которые не вносят заметных нарушений в строение и функции организма. Такие изменения несомненно и являются основной базой эволюционного процесса.

Условно вредными мы называем такие мутации, которые, будучи неблагоприятными для их обладателей в обычных, исторически установившихся условиях существования, оказываются безразличными или даже благоприятными в некоторых новых условиях. Такие мутации могут сохраниться или даже размножиться в новой области распростра-

нения или в частных условиях отдельных местностей, или, например, при изменении климата или иных условий в прежней области обитания.

Частично вредными мы называем такие мутации, которые, будучи в некоторых своих выражениях неблагоприятными, в других выражениях оказываются полезными для их обладателей. Вопрос о жизненности таких мутантов решается различно в различных условиях борьбы за существование. В некоторых условиях положительные приобретения могут оказаться столь ценными, что мутанты получают (невзирая на нарушения некоторых соотношений) все же преимущества в борьбе за существование. Такие мутации могут послужить предметом отбора.

Малые мутации, которые вносят столь незначительные нарушения, что заметно не отзываются на жизнеспособности особей, свободно сохраняются и накапливаются в популяции. При скрещивании они различным образом комбинируются, и в результате могут получиться вполне гармоничные сочетания. Еще важнее то обстоятельство, что при комбинировании мутаций их выражение нередко существенно изменяется. Несомненно, что малые мутации имеют значение основного материала для эволюционного процесса.

Комбинирование частично вредных мутаций с другими, безразличными или просто малыми, мутациями может привести к нейтрализации вредных выражений мутаций. В результате частично вредная мутация может приобрести значение полезного изменения. Такие благоприятные комбинации и создаются постоянно под руководящим влиянием естественного отбора, как это видно из следующих фактов.

В лабораторных культурах различных мутаций дрозофилы уже давно было замечено, что те мутации, которые отличаются пониженной жизнеспособностью по сравнению с нормой, по мере культивирования одной и той же линии постепенно начинают терять свои характерные свойства: они возвращаются к признакам исходного дикого типа. Если же скрестить между собой особей из двух таких линий, потерявших типичное выражение мутации, то в первом же поколении, полученном от этого скрещивания, вновь восстанавливаются почти все признаки данной мутации вместе с ее пониженной жизнеспособностью. Это означает, что в каждой линии происходил естественный отбор (малых мутаций) на наибольшую жизнеспособность в данных условиях. Накопление малых мутаций, снижавших выражение данной мутации, привело к погашению ее характерных свойств и к восстановлению полной жизнеспособности. Однако в отдельных линиях это происходило по-разному, т. е. с использованием различных малых мутаций. При скрещивании измененные наследственные факторы комбинировались, как правило, с нормальными, переходили, следовательно, в гетерозиготное состояние и теряли свою эффективность. Поэтому в результате скрещивания восстанавливалось и выражение исходной неблагоприятной мутации. Так, например, при культивировании мутации дрозофилы с редуцированными глазами (eyeless), которая отличается пониженной жизнеспособностью, у мух мало-помалу восстанавливаются почти совершенно нормальные глаза и вместе с тем восстанавливается и нормальная жизнеспособность. Если скрестить между собой двух таких по виду нормальных мух, происходящих из различных линий, то их потомство оказывается вновь мало жизнеспособным и с редуцированными глазами, подобно исходным формам (eyeless).

Это показывает, что в процессе комбинирования малых мутаций и естественного отбора наиболее благоприятных комбинаций вредные выражения более крупных мутаций могут довольно быстро погашаться. Само собой разумеется, что неблагоприятные выражения малых мутаций погашаются с еще гораздо большей легкостью. Поэтому в процессе эволюции выражение тех мутаций, которые вообще могут выжить и сохраниться,

неизбежно меняется, причем в результате подбора малых мутаций неблагоприятные выражения погашаются, а благоприятные удерживаются и даже усиливаются.

Новые мутации возникают впервые лишь в одной из хромосом, т. е. появляются в гетерозиготном состоянии, и притом на небольшом числе особей. Как правило, такие мутанты скрещиваются с нормальными, т. е. неизмененными особями. Следовательно, новая мутация накапливается и распространяется исключительно в гетерозиготном состоянии. Поэтому в борьбе за существование имеет значение первоначально лишь выражение мутации в гетерозиготе. Именно это выражение является предметом отбора и меняется в процессе эволюции. На этих данных построены теории эволюции доминантности (R. Fisher, J. Haldane и другие авторы).

По Фишеру, все совершенно новые мутации выявляются частично и в гетерозиготе, т. е. обнаруживают неполное доминирование. Если их выражение у гетерозиготы неблагоприятно и ставит мутировавший организм в заметно худшее положение в борьбе за существование, то такие мутации будут элиминироваться. Они не будут накапливаться в популяции и не будут менять своего выражения. Многие летальные мутации фактически оказываются полудоминантными.

Если же выражение мутации хотя и неблагоприятно в гетерозиготе, но не оказывает особо заметного влияния на жизнеспособность мутанта в данных условиях, то такие мутации могут сохраниться. В потомстве этих мутантов будет происходить естественный отбор таких комбинаций с малыми мутациями, которые обладают наименее неблагоприятным выражением. В результате выражение этой мутации в гетерозиготе будет погашено. Она не будет уничтожена, но окажется обезвреженной, так как в гетерозиготе ничем не будет проявляться. Мутация станет полностью рецессивной. Поэтому огромное большинство обычных мутаций вполне рецессивны. За ними лежит уже известная история преобразований (обезвреживания).

Иначе пойдет отбор, если мутация обладает какими-либо благоприятными свойствами, которые заметны и в гетерозиготе. В этом случае в результате комбинирования этой мутации с другими, малыми мутациями (при скрещиваниях) в потомстве возникнут многочисленные градации, среди которых естественный отбор будет выделять особей с наиболее заметным выражением благоприятных свойств. В результате выражение этой мутации достигнет и в гетерозиготе максимально возможной степени. Мутация станет вполне доминантной. Дальнейший отбор приведет к тому, что новая, вполне благоприятная мутация быстро распространится и вытеснит в популяции исходную форму. Мутантный признак войдет в состав нормальных признаков организации данного вида. Поэтому признаки исходной нормы, как правило, доминантны по отношению к мутациям. Все они прошли в свое время подобный исторический путь.

Другие авторы (Холден, Мёллер) представляют себе механизм эволюции рецессивности вредных свойств и доминантности полезных несколько иначе. Предполагается, что большое значение имеет при этом отбор на наименьшую или наибольшую активность того гена, изменение которого связано с данной мутацией. По сути это также означает отбор малых мутаций, но по основному гену, а не по добавочным. Фактические данные показывают, что в эволюции имеют место оба эти процесса: с одной стороны, непрерывный отбор наиболее благоприятных комбинаций и, с другой стороны, отбор на повышение активности тех наследственных факторов, которые связаны с благоприятными свойствами, и понижение активности тех генов, которые связаны с неблагоприятными изменениями организации. В обоих случаях результат будет одинаковый. И в том и в дру-

гом случае речь идет об отборе малых мутаций, меняющих выражение известных признаков.

У смородинной моли *Abraxas grossulariata* с белой основной окраской известна желтая мутация. Гетерозигота имеет промежуточную окраску. Культура этой мутации была разделена на две части. В одной части велся отбор наиболее желтых гетерозигот, в другой — наиболее светлых. Уже через немного поколений в первой части культуры эффект данного гена стал почти совсем доминантным, а во второй части — почти совершенно рецессивным. Это показывает эффективность отбора, возможного притом в обоих направлениях (Э. Форд).

У амбарной огневки *Ephestia kühniella* известна пара аллеломорфных генов, вызывающих красную или коричневую окраску семенников. Эти гены широко плейотропны, и каждый из них обладает как благоприятными, так и неблагоприятными выражениями. Однако в обоих случаях положительные выражения оказались доминантными, а все отрицательные — рецессивными (E. Caspari). Это говорит в пользу представлений Р. Фишера об эволюции доминантности за счет отбора модификаторов.

Обычные мутации представляют собой результат изменения одного гена и связанного с этим изменения клеточного метаболизма. Последний является основой жизненных процессов, а вместе с тем и индивидуального развития организма. Поэтому каждая мутация изменяет всю норму реагирования и все формообразование. Если мутация имеет лишь немногие видимые проявления, то это результат регуляции, т. е. взаимодействия различных факторов индивидуального развития, в большей или меньшей мере защищающих нормальное течение наиболее ответственных процессов. Во всяком случае множественность выражения «молодых» мутаций, т. е. плейотропия, является общим правилом. При этом внешние проявления обязательно сопровождаются рядом физиологических изменений, совместное влияние которых выражается главным образом в различной жизнеспособности и плодовитости мутантов.

Мутации, которые при своем возникновении, т. е. в гетерозиготном состоянии, обладали бы сразу какими-либо преимуществами перед нормой, очень редки. Однако если бы они даже и обладали некоторыми преимуществами в одном отношении, то это обязательно сопровождается целым рядом других изменений, которые не могут быть благоприятными для их обладателя. В непрерывном процессе комбинирования и отбора малых мутаций — модификаторов — все выражения более крупной мутации должны изменяться. Естественный отбор всегда будет благоприятствовать усилению положительного выражения и ослаблению всех отрицательных выражений. Первое приведет к доминированию положительного выражения, а второе — к рецессивности отрицательных. Таким образом, в эволюции, при естественном отборе модификаторов, локализованных в одной и той же хромосоме, мутация может приобрести вполне положительное значение для отбора, находясь в гетерозиготном состоянии. Если при скрещивании в потомстве будут возникать гомозиготы, то положительный эффект мутации в них уже не может усилиться (так как мутация стала доминантной), а отрицательные (главным образом физиологические) выражения проявятся с полной силой (так как эти выражения стали рецессивными). Таким образом, гетерозигота окажется в преимущественном положении по сравнению с обеими гомозиготами, что в большинстве случаев и проявится в виде ее большей жизнеспособности и устойчивости. Это явление большей жизнеспособности и продуктивности гетерозигот называется сверхдоминированием. Оно имеет большое значение для понимания эволюции, особенно высших организмов, подчеркивает значение полового размножения и дает большие возможности использования в растениеводстве и животноводстве.

Из всего сказанного видно прежде всего значение малых мутаций и значение их комбинирования в процессе эволюции; при этом в результате естественного отбора уничтожаются вредные выражения мутаций и усиливаются полезные.

В связи с этим мы особо отметим, что любые новые мутации никогда не имеют самостоятельного значения. Прежде чем включиться в процесс эволюции, мутации проходят не только испытание (через «решето» естественного отбора), но и известную переработку, во время которой значительно изменяется их выражение. Этот процесс протекает всегда под руководящим влиянием естественного отбора. По существу это есть процесс интеграции новых приобретений генотипа.

Положительные мутации входят после этой переработки в состав нормы, а обезвреженные мутации накапливаются в популяции, частью в скрытом виде, и создают известный резерв внутривидовой изменчивости. При всяком изменении внешних условий этот резерв может быть быстро мобилизован. Можно говорить о мобилизационном резерве как об основе быстрых эволюционных преобразований.

Мобилизационный резерв изменчивости. Мобилизационный резерв внутривидовой изменчивости составляется в основном из малых мутаций, вредность которых в гетерозиготном состоянии незначительна, частично устранена или имеет условное значение. Путем комбинирования таких мутаций создается почти вся гамма индивидуальных различий между особями вида и отдельных его популяций. Большие мутации обычно элиминируются.

Однако иногда и более заметные мутации оказываются лишь условно вредными либо частично вредными. В процессе комбинирования с малыми мутациями под руководящим влиянием естественного отбора их вредные выражения погашаются. Если такие мутации в известных условиях среды, т. е. в известном сезоне, в известной местности или вообще в некоторых реально встречающихся частных условиях (узко локальных или экологических), обнаруживают некоторые преимущества перед исходной формой, т. е. оказываются условно полезными, то они сохраняются именно в этих условиях. Они образуют тогда местные экологические или сезонные формы, многочисленность которых зависит от частоты встречаемости и области распространения этих частных условий. Таким образом, возникает внутривидовой генетический полиморфизм, или г е т е р о м о р ф и з м, покоящийся на наследственных различиях.

Гетероморфизм в широком смысле слова означает генетическое многообразие форм внутри вида. В более узком смысле — это прерывистое многообразие форм скрещивающихся меж собой особей, т. е. многообразие, не связанное с какими-либо формами изоляции. При смене сезонных или узко локальных условий существования численное соотношение разных форм может колебаться соответственно этим условиям, но в среднем оно остается постоянным. Тогда говорят о равновесном, или сбалансированном, полиморфизме.

Ярким примером такого гетероморфизма могут служить цветовые формы богомолов (*Mantis religiosa*) — бурые, зеленые и желтые. Все они скрещиваются между собой и постоянно расщепляются в потомстве, воссоздавая вновь те же цветовые формы. Каждая цветовая форма обладает соответствующими инстинктами, заставляющими именно эту форму держаться на растительных объектах подходящей окраски (частью в высохших травах южного лета). Другим примером установившегося резкого гетероморфизма могут служить уже приведенные ранее факты мимикрии у *Papilio polytes* с тремя формами самок и *P. dardanus*, обладающего многими формами мимикрирующих самок. В потомстве одной пары возникают всегда разные формы как результат менделевского расщепления.

Генетический механизм поддержания устойчивого полиморфизма может быть очень прост, но может достигать и большой сложности (Э. Форд, W. Hovanitz). Наиболее прост механизм поддержания диморфизма или триморфизма при различиях в одной паре аллеломорфных генов (окраска *Mantis religiosa*). Почти так же прост механизм поддержания диморфизма с помощью блока тесно сцепленных генов. При условии перекрестного оплодотворения он может поддерживать обе формы на уровне 50% всей популяции (гетеростилия *Primula*). Сюда относится и наиболее простой и обычный механизм определения полового диморфизма. Более сложные виды полиморфизма определяются несколькими независимыми генами (кобылки *Paratettix*, мимикрирующие самки *Papilio polytes*). Изменение численных соотношений против ожидаемых связано с различным селекционным значением отдельных форм. Их численность может регулироваться также и включением леталей, уничтожающих одну из гомозигот. Если гетерозигота имеет селекционное преимущество перед обеими гомозиготами, то численное соотношение форм зависит от различий в селекционном значении между обеими гомозиготами. При максимальном различии, когда одна из гомозигот нежизнеспособна или полностью уничтожается, концентрация гетерозиготной формы может приближаться к насыщению популяции и она близка к мономорфизму; при минимальных различиях между гомозиготами она приближается к 50% и полиморфизм популяции достигает максимального выражения.

Нужно думать, что здесь различия, возникшие (для каждой формы) на основе одной более крупной мутации, видоизменялись путем комбинирования со многими малыми. Различия сохранили характер простого (менделевского) наследования, но каждая мутация имеет свою историю, в течение которой ее выражение несомненно значительно изменилось: это уже не просто мутация, а некоторая типичная форма, прошедшая известный путь эволюции и имеющая, следовательно, гораздо более сложную наследственную основу, чем простая мутация.

Различные вполне выдифференцированные формы могут, таким образом, сохраняться в пределах вида, если подходящие для них условия закономерно встречаются в области его распространения. Эти условия могут, однако, изменяться. Изменения могут иметь характер климатических сдвигов, но они могут быть обусловлены и преобразованиями в составе биоценоза. В этих случаях указанное равновесие будет нарушаться в пользу одних форм и в ущерб другим. Тогда говорят о переходном полиморфизме, примером которого может служить распространение более защищенных меланистических форм бабочек в индустриальных районах Англии и Германии или меланистической формы хомяка в России (см. стр. 231—232).

В гетероморфизме имеются предпосылки для дальнейшей эволюции вида при изменении условий среды, особенно в случаях, когда те условия, которые раньше были относительно редкими или узко локальными, становятся постоянными или распространяются на более широкие пространства.

Частота мутирования. Резерв внутривидовой изменчивости, составляющийся путем постепенного накопления мутаций среди особей данного вида (популяции), имеет огромное значение при быстром изменении условий внешней среды. Однако через некоторое время этот резерв может оказаться исчерпанным; тогда встает вопрос, может ли организм поспеть за продолжающимися еще изменениями в факторах среды. Очевидно, этот вопрос решается не только темпом этих изменений, но и скоростью возникновения новых мутаций.

Начиная с де Фриза в генетике укрепилось убеждение, что мутации очень редки (или возникают чаще лишь в особые мутационные периоды жизни вида). Предполагалось, что организм очень устойчив и что такая высокая мутабильность, какая наблюдалась у энотеры или, позднее, у дрозофилы, составляет исключение. Однако даже для дрозофилы при подсчете частоты возникновения известных мутаций были вначале получены очень низкие величины. Казалось, что один определенный ген мутирует один раз на тысячи поколений. Правда, это не так мало, как могло бы казаться, так как касается только отдельного гена. Даже при такой частоте мутаций значительная часть половых клеток должна быть носителем какой-либо новой мутации. Все же впечатление об относительной редкости мутаций сохранялось только до тех пор, пока внимание фиксировалось лишь на более крупных мутациях, выделяющихся легко уловимыми изменениями. С тех пор как стали обращать внимание на многие мелкие особенности, и по мере усовершенствования методов исследования, непрерывно увеличивалась роль, которую приходилось приписывать мутационной изменчивости.

Впервые обратил внимание на чрезвычайную распространенность и большую частоту возникновения малых мутаций Баур. Он изучал в особенности мутации львиного зева (*Antirrhinum*), как культурного, так и диких видов. Установлено, что до 15% особей являются носителями какой-либо новой мутации. Если принять во внимание, что малые мутации свободно сохраняются и размножаются в потомстве, то понятно, что естественные популяции должны быть буквально насыщены этими мутациями. Это и показали исследования Баура над природными популяциями диких видов львиного зева.

То же самое подтвердили и новейшие исследования мутационного процесса у дрозофилы. Они показали прежде всего очень высокую частоту мутаций, особенно в некоторых популяциях и линиях (Р. Л. Берг, Ю. М. Оленов). Было доказано также значительное преобладание малых мутаций, и, наконец, была вскрыта громадная насыщенность мутациями природных популяций дрозофилы (работы С. С. Четверикова, Н. П. Дубинина, Р. Л. Берг, Ф. Добжанского и др.). Установлено также наличие различий в генетическом составе разных местных популяций и показаны изменения этого состава во времени. Все эти факты будут еще рассмотрены в дальнейшем.

Здесь мы отметим, что частота возникновения мутаций, в особенности малых, не так низка, как это думали еще недавно. Наоборот, непрерывный процесс мутирования достигает иногда высоких степеней интенсивности. В результате этого процесса в природе встречается очень большое число мутаций, они буквально насыщают природные популяции и несомненно образуют ту основу, на которой строится процесс эволюции. В любой популяции имеются все возможности для довольно быстрой эволюции в случае изменения условий внешней среды. Этот процесс может поддерживаться и длительно на довольно высоком уровне.

Естественный отбор имеет всегда достаточное поле для проявления своего действия. Обычно нет речи о недостаточности материала в виде наследственных изменений, т. е. мутаций. Однако подчеркнем еще раз, что в процессе накопления эти последние подвергаются переработке. Комбинирование в процессе скрещивания и отбор наиболее благоприятных комбинаций в потомстве приводят к тому, что каждая особь отличается от другой весьма многими индивидуальными особенностями.

Естественный отбор всегда имеет дело с индивидуальными вариациями, т. е. с различиями, развивающимися на разнообразной и всегда очень сложной основе. Не последнюю роль в этом разнообразии играют и ненаследственные изменения, т. е. модификации.

В модификациях выражается наследственная способность организма отвечать более или менее длительными изменениями своих морфологических и физиологических свойств на изменения в факторах внешней среды.

Эта способность специфична для данного организма и определяется, следовательно, его наследственной основой, т. е. генотипом. Генетики выражают именно эту мысль, когда говорят, что каждому генотипу свойственна своя норма реакций. Модификации могут иметь приспособительный (адаптивный) характер по отношению к определенным условиям (следовательно, их приспособительность всегда относительна), но могут иметь и безразличный или даже неблагоприятный характер.

Адаптивные модификации. Обычно организм отвечает более или менее выраженной приспособительной реакцией на изменения в факторах внешней среды. Эти приспособительные реакции проявляются и имеют адаптивное значение только в обычных, действительно встречающихся условиях. Это показывает, что приспособительный характер морфофизиологической реакции есть результат эволюции данного организма в определенных условиях внешней среды.

Примером таких модификаций могут служить реакции многих амфибиотических растений (рис. 85), образующих на суше воздушные стебли и листья с достаточно развитой механической тканью, а в воде — типичные водные листья. Приспособительный характер имеют и реакции образования теневых листьев с увеличенной поверхностью при недостаточном освещении, и образование световых листьев на ярком свету (рис. 109). Реакции на более сложный комплекс факторов горного климата (рис. 110), выражающиеся в развитии у многих растений более глубоко проникающего корня, низкого стебля и прикорневой розетки нередко опушенных листьев, являются также целесообразным приспособлением к недостатку влаги в почве, к условиям сильного ночного охлаждения воздуха и к яркому дневному освещению.

Примерами адаптивных модификаций у животных могут служить легко обратимые изменения окраски некоторых рыб, амфибий и рептилий соответственно цвету того фона, на котором они находятся (камбалы, хамелеоны). Иногда такие изменения возможны лишь в процессе развития личинки или молодого животного (саламандра) или только на некоторых стадиях развития (куколка некоторых бабочек). Усиление мышц высших позвоночных в результате их тренировки, а также изменение тонкой структуры и даже внешней формы кости в результате изменения характера и величины нагрузки представляют дальнейшие примеры приспособительных модификаций. То же самое наблюдается в отношении многих соединительнотканных образований, а также в строении кожи (образование мозолей) и особенно в развитии кровеносных сосудов (легкое образование коллатералей при нарушении движения крови по имеющимся сосудам).

Условная адаптивность модификаций. Приспособительность модификаций имеет историческое обоснование и потому сказывается лишь в некоторых обычных условиях существования. Если в эксперименте растение или животное ставится в необычные условия, то реакции не имеют приспособительного характера.

Так, например, при искусственном затенении наземного стебля картофеля на нем развиваются клубни, висящие в воздухе (рис. 100) и, следовательно, попадающие в невозможные условия зимовки и прорастания. При культивировании водяной гречихи во влажном воздухе у нее развиваются «плавающие» листья. При ослабленном освещении у стрелолиста

развиваются и в воздухе лентовидные водяные листья. У некоторых ксерофитов вторичные, ксерофитные, листья, приспособленные к сухому воздуху, развиваются при культуре в чистой воде. У плавающих на воде заростков папоротника при их освещении снизу антеридии и архегонии развиваются на верхней, сухой поверхности заростка (а не на нижней, влажной поверхности, где только и имеются условия для оплодотворения в водной среде).

Во всех этих случаях реакция оказывается резко нецелесообразной. Это показывает, что способность растения отвечать приспособительными реакциями сложилась исторически в определенных условиях освещения, влажности и т. д. Только в этих нормальных условиях они и имеют положительное значение. При экспериментальном изменении этих условий на принципиально новые, в природе обычно не встречающиеся, приспособительный характер модификаций теряется. Реакции не вообще приспособительны в силу каких-то присущих организмам «свойств», но имеют приспособительное значение лишь в данной обстановке, которая встречалась достаточно часто в предшествующей истории данного организма.

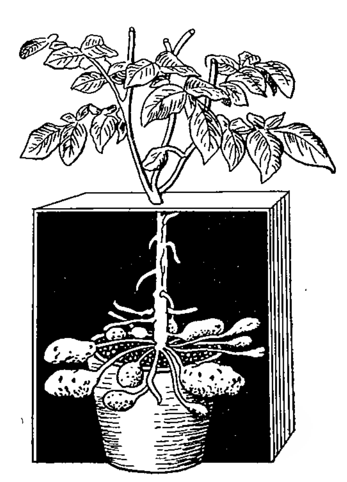


Рис. 100. Клубни картофеля, образующиеся над землей при затенении стебля.

Это говорит, между прочим, против попытки упрощенного «объяснения» этих явлений ламаркистами. Против ламаркистских представлений говорит также в особенности то, что формообразовательные реакции организма далеко не всегда определяются теми факторами среды, с которыми связано данное приспособление. Функция антеридиев и архегониев на заростках папоротников связана с водой, в которой только и возможно оплодотворение. Однако, оказывается, не вода является в роли раздражителя, вызывающего их образование, а недостаток света. Если у ксерофитов имеются первичные (теневые) и вторичные (световые) листья, то первичные листья развиваются при преобладании минерального питания, а ксерофитные листья — при преобладании фотосинтеза и недостатке солей. Поэтому ксерофитные листья можно получить не только в условиях недостатка влаги, но и при обрезании корней, при сильном освещении и при культуре в чистой воде. Хотя ксерофитная структура листьев функционально связана с недостатком воды, не этот фактор является раздражителем, вызывающим их образование. Все это говорит против примитивных ламаркистских представлений о том, что данная реакция вызвана к жизни определенным внешним раздражителем (непосредственно или через функции организма). Вместе с тем все эти факты говорят в пользу дарвиновского понимания адаптивности модификаций, которые все представляют результат приспособления организма к известному комплексу условий нормальной среды, причем это приспособление осуществляется через естественный отбор наиболее выгодных для организма форм реагирования.

Наконец, если ставить организм в совершенно новые условия, т. е. подвергать его действию факторов такой интенсивности, какой в естественных условиях не бывает, или вообще факторов, в природе не наблюдающихся, как например рентгеновские лучи или химические соединения, отсутствующие в природе, а также крайне высокие или крайне низкие температуры, то и реакции его получают совершенно необычный характер. Наблюдаемые в этом случае модификации (если организм не гиб-

нет), как правило, не только не имеют приспособительного значения, но имеют иногда даже прямо характер уродливостей, которые называют тогда морфозами (рентгеноморфозы, хемоморфозы и т. д.). Иногда они напоминают известные мутации, и тогда их называют фенокопиями. Морфозы не имеют приспособительного значения потому, что это новые, ничем не подготовленные реакции на факторы, в природе не встречающиеся. Приспособительные реакции могли развиться лишь в связи с внешними факторами, действительно существовавшими в той среде, в которой исторически развивался данный организм. Приспособительность есть всегда результат эволюции.

Если способность к приспособительным реакциям имеет свою историю, совпадающую с эволюцией организма в известной обстановке, то какова та основа, на которой развивается эта способность? Мы уже отмечали, что все новое образуется на базе наследственных изменений, т. е. мутаций. Несомненно, что и различные модификации образуются за счет наследственных изменений форм реагирования, т. е. тоже за счет мутаций, обладающих своими, специфическими нормами реакций. Ведь мутации характеризуются не только внешними признаками организации, но и своими типичными реакциями на изменения в факторах внешней среды (рис. 101). Такие морфофизиологические реакции, характеризующие отдельные мутации, мы можем назвать элементарными модификациями.

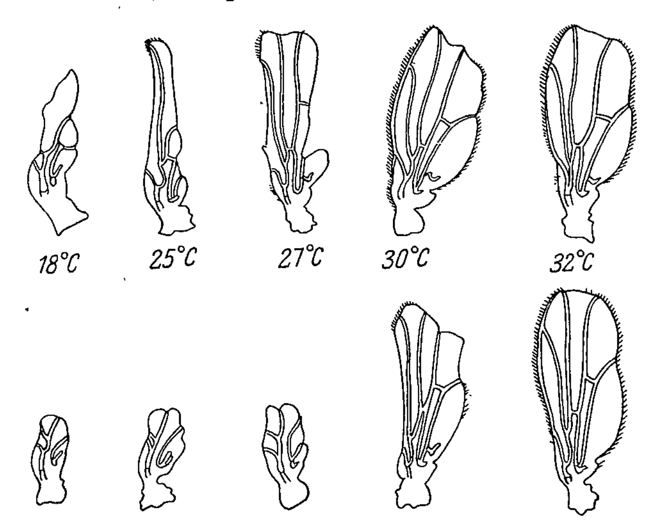


Рис. 101. Температурные модификации мутации vestigial плодовой мушки (*Drosophila melanogaster*).

Верхний ряд — крылья самцов; нижний ряд — крылья самок. При 32° C крылья этой мутации почти нормального строения и величины.

Элементарные модификации. Если отдельные мутации сами по себе не могут иметь приспособительного значения, представляя нарушения нормального строения и функций организма, т. е. по сути бо́льшие или меньшие уродства, то естественно, что и специфические реакции этих мутаций на различные условия внешней среды имеют тот же самый характер, т. е. они выражаются в различных неприспособительных модификациях, или морфозах. Многие мутации дрозофилы обладают весьма изменчивым выражением, зависящим от температуры, от влажности и состава питательной среды, в которой развиваются их личинки. Иными словами, мутации дрозофилы получают в разных условиях воспитания различное оформление, и эти различные формы выражения мы обозначаем как морфозы. Если мутации — это элементарные наследственные изменения, то морфозы являются их элементарными модификациями (рис. 101).

Такие известные мутации дрозофилы, как уродливое брюшко (abnormal abdomen) или отсутствие глаз (eyeless), зависят в большой мере от влажности питательной среды, в которой развивались личинки. Эти мутации получают свое полное выражение только при выращивании личинок в свежем субстрате. На подсохшей питательной среде получаются почти нормальные мухи. Мутация рудиментарных крыльев (vestigial) имеет типичное выражение только при низкой температуре культивирования, а при высокой температуре (32°) она почти не проявляется. У аллеломорфной мутации pennant, наоборот, крылья при низкой температуре культивирования нормальны. Они уменьшаются по мере увеличения температуры культивирования. У гетерозиготы — новая форма реагирования: при повышении температуры величина крыльев сначала уменьшается, при 22—26° она довольно постоянна, а при дальнейшем повышении температуры увеличивается. У мутаций полосковидных глаз bar и ultra-bar сокращенное число фасеток глаза сильно уменьшается по мере повышения температуры культивирования с 15 до 30°. Наоборот, у мутации infra-bar число фасеток увеличивается в два раза при том же повышении температуры.

Вообще все мутации имеют до известной степени изменчивое выражение, причем рецессивные мутации наиболее изменчивы в гомозиготном состоянии, а доминантные — в гетерозиготном. Наибольшей устойчивостью отличается всегда норма, и это несомненно есть результат ее эволюции (стабилизации) в колеблющихся условиях внешней среды.

Мы установили, что первоначальное выражение новых мутаций меняется в процессах комбинирования и естественного отбора наиболее благоприятных комбинаций, подчеркнули при этом значение малых мутаций и упоминали об эволюции мутационных изменений. То же самое относится, конечно, не только к обычному выражению мутации в нормальных условиях развития, но и ко всем другим выражениям тех же мутаций.

При культивировании различных мутаций с изменчивым выражением со временем всегда замечается изменение форм реагирования. Это является результатом естественного отбора более жизнеспособных особей. Опыты искусственного отбора показывают возможность как усиления, так и полного подавления способности реагировать на те или иные факторы и даже возможность полного извращения реакций (М. М. Камшилов). Это указывает на значение комбинирования малых мутаций для изменения форм реагирования.

Если вредные выражения мутаций в процессе эволюции погашаются, а полезные усиливаются, то то же самое относится и ко всем реакциям этих мутаций на действительно нередко встречающиеся уклонения в факторах внешней среды — на температурные условия, на обычные колебания влажности или на изменения в пищевом материале. Первоначальные элементарные модификации типа морфозов должны терять свои вредные выражения и усиливать полезные. Способность мутации к образованию морфозов либо полностью уничтожается в процессе эволюции в результате отбора благоприятных комбинаций, либо эти морфозы приобретают приспособительный характер.

Таким образом, с точки зрения дарвинизма объясняется происхождение приспособительного характера модификаций. Способность к адаптивным модификациям есть результат эволюции, шедшей под знаком естественного отбора наиболее выгодных для организма форм реагирования.

Материалом для этой эволюции являются те же мутации, связанные всегда со своеобразными для них новыми нормами реакций. Однако естественный отбор более выгодных форм реагирования идет только в конкретных, действительно существующих и притом нередко наблюдающихся условиях. Поэтому реакции организма на факторы среды, в природе не встречающиеся или очень редко встречающиеся, сохраняют характер неприспособительных модификаций, т. е. морфозов.

Значение адаптивных модификаций. Развитие широкой способности к адаптивным модификациям полностью связано с разнообразием конкретных условий существования для данного вида организмов. Жизнь на границе различных условий, например в горных местностях или на границе различных сред, в мелководных бассейнах или в болотистых местах, ведет нередко к развитию своеобразной множественности форм, к внутривидовому полиморфизму. Это относится в основном к тем организмам, которые не могут менять своего местопребывания, т. е. к растениям, которые прорастают и развиваются в условиях того места, в какое случайно попадают их семена.

Для животных этот момент в значительной мере отпадает, так как подвижное животное само выбирает подходящую для себя среду в силу своих наследственных рефлексов и инстинктов, т. е. широкой способности к легко обратимым физиологическим реакциям. Впрочем, нужно помнить, что и способность к таким реакциям развивается в результате естественного отбора наиболее выгодных форм реагирования. Различия здесь лишь в типах самих реакций: с одной стороны, медленно обратимые морфологические реакции (модификации), с другой — быстро обратимые физиологические реакции (поведение, таксисы, внутренние регуляторные процессы и т. п.).

Модификационный полиморфизм, являясь ярким показателем индивидуальной пластичности организма, дает предпосылки для быстрого его изменения в случае резкого изменения условий существования, когда местные, экологические или сезонные условия становятся постоянными.

Адаптивные модификации приобретают, следовательно, очень большое значение в эволюции во всех случаях быстрой смены условий существования. Их значение трудно переоценить. Обусловливая переживание особей, они определенным образом сказываются и на всем процессе эволюции. В чем состоит это влияние, мы разберем в дальнейшем (см. гл. V). Здесь же отметим только следующее:

1) нельзя существование приспособительных модификаций ставить в основу объяснения эволюции (как это делают ламаркисты), так как способность к адаптивным модификациям сама приобретается в процессе эволюции и именно под руководящим влиянием естественного отбора наследственных изменений форм реагирования;

2) с другой стороны, уже приобретенная способность к адаптивным модификациям несомненно становится фактором дальнейшей эволюции; поэтому глубоко неправы неодарвинисты и мутационисты, игнорирующие при изучении эволюционных проблем способность организмов к модификациям;

3) прав был только Ч. Дарвин, придававший известное значение «определенным вариациям», но всегда подчеркивавший, что основным, хотя и не исключительным, фактором эволюции является естественный отбор наследственных «неопределенных вариаций».

Значение адаптивных реакций на разных стадиях развития. Приспособление организма к известным условиям внешней среды означает, что эти условия становятся необходимыми не только для его нормального существования, но и для его развития.

Выработка приспособительности морфогенетических реакций показывает, что известные факторы внешней среды становятся необходимыми условиями для самого осуществления этих реакций. Приспособление водяного лютика к жизни в воде означает, что некоторый комплекс факторов водной среды становится необходимым условием, без которого водная форма не может развиться.

Существование нормы реакций организма на изменения внешней среды предполагает существование и нормы условий развития этого организма. В этом и выражается его приспособление.

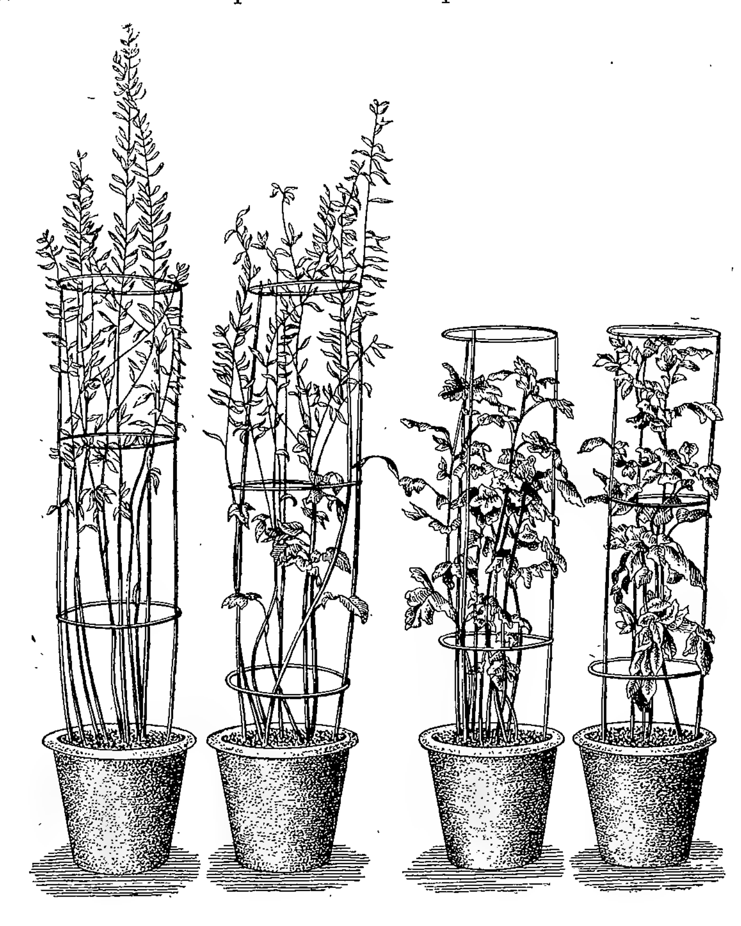


Рис. 102. Зависимость вегетации горчицы от условий освещения.

Развитие растения длинного дня в условиях светового дня разной длительности. Слева — при длинном дне; справа — при коротком.

Организм приспособляется к условиям внешней среды на всех стадиях своего индивидуального развития. Между тем эти условия могут быть весьма различными для различных стадий развития.

У растений в наших широтах развитие начинается обычно весной, при большой влажности, при удлиняющемся дне и низкой температуре и заканчивается при большой сухости, при высокой температуре и укорачивающемся световом дне. Весь цикл развития растения обычно хорошо приспособлен именно к этой смене факторов внешней среды, в особенности это видно при сравнении наших растений с южными, которые требуют не столько иных условий температуры и влажности, сколько

короткого светового дня для достижения полного развития, цветения и плодоношения (рис. 102, 103).

Северные растения, приспособленные к короткому лету, нередко трогаются в рост еще осенью. Ранние стадии их развития протекают длительно при низких температурах. Они уже приспособлены к этому охлаждению, так что низкая температура является условием, без которого они не могут полностью развиться. Это — озимые растения. Другие растения, более южные по происхождению, прорастают весной и успевают в течение более длинного лета полностью развиться, дать цветы и семена. Это — яровые растения. Определенные температуры вместе с определенной влажностью оказываются необходимыми для ранних стадий развития. Эти условия различны для растений, взятых из различных климатических



Рис. 103. Зависимость вегетации проса от условий освещения.

Развитие растения короткого дня в условиях светового дня разной длительности. Слева — при длинном дне; справа — при коротком.

поясов. Для прохождения дальнейших стадий развития необходимым условием является определенная дозировка света, различная для растений, взятых из различных широт (так как летом длина дня значительно возрастает в более высоких широтах).

Растение требует в течение некоторого времени известного минимума длительности светового дня. Эти нормы опять-таки различны для растений различного происхождения. Для северных растений этот минимум выше, чем для растений средних широт. После прохождения световой стадии на длинном дне или при непрерывном освещении дальнейшее развитие может нормально продолжаться и на коротком дне.

Все это является прекрасной иллюстрацией исторической обусловленности всех реакций развивающегося организма. Эти реакции оказываются результатом эволюции и поэтому не могут быть использованы для ее объяснения (как это пытались делать ламаркисты).

Итак, все новое создается только в результате действия естественного отбора на основе неопределенной изменчивости (т. е. из комбинированных мутаций в их реальном выражении). Новые формы реагирования создаются только на основе естественного отбора наследственных изменений, связанных с присущими им своеобразными нормами реакций.

Проблема овладения изменчивостью

Откроется громадное и почти непочатое поле для исследования причин и законов изменений, корреляций, действия упражнения и неупражнения, непосредственного действия внешних условий и т. д. Возрастет в громадной степени значение изучения наших домашних пород. Новая разновидность, выведенная человеком, представится более любопытным и важным предметом изучения, чем добавление еще одного вида к бесконечному числу уже занесенных в списки.

Ч. Дарвин.

Изучение явлений и закономерностей изменчивости должно привести к их использованию человеком. Тогда человек сможет сознательно творить новые формы растений и животных.

Человек уже давно начал разводить около своего жилья те растения, с которых он раньше собирал в лесу или на лугах коренья, ягоды и семена. Также еще в доисторические времена началось приручение, содержание в неволе, размножение и использование диких животных. Как для растений, так и для животных это означало весьма существенную смену условий существования. Попав под защиту человека, они освободились от влияния многих неблагоприятных факторов, от конкурентов и хищников нетронутой природы. Условия существования стали более благоприятными при некотором уходе со стороны человека. Это означало ослабление влияния естественного отбора и возможность более свободного распространения и накопления самых разнообразных наследственных изменений.

Первым результатом культивирования является поэтому всегда значительное увеличение изменчивости по сравнению с исходными дикими формами. Это увеличение изменчивости происходит, следовательно, в первую очередь за счет накопления тех же мутаций, которые возникали и у исходных форм. К этому прибавляется, однако, также наличие специфических влияний, которые могли привести к индукции и некоторых новых мутаций. Все это дает возможность выбора форм для их дальнейшего разведения, т. е. для начала искусственного отбора.

Второй результат культивирования возник, очевидно, также без какого-либо сознательного участия человека. Между выращиваемыми близкими растениями, которые человек вначале и не различал, происходило скрещивание, приводившее к образованию внутривидовых, а быть может, и межвидовых гибридов. Некоторые из них отличались мощным развитием и высокой продуктивностью (гетерозис, иногда полиплоидия) и естественно отбирались и размножались. В некоторых случаях скрещивание происходило и у животных (в неволе оно происходит легче), и иногда получались плодовитые гибриды между близкими формами, которые также привлекали внимание и поддерживались. Во всех этих случаях происходило значительное нарастание изменчивости в потомстве таких гибридов, и это давало очень благоприятный материал для дальнейшего отбора. Таким образом, гибридизация стала мощным средством увеличения изменчивости и богатым источником материала для искусственного отбора и выведения новых сортов растений и пород животных.

Методом гибридизации пользовались уже вполне сознательно и знаменитые селекционеры-садоводы конца прошлого и начала текущего столетия — Л. Бербанк в США и И. В. Мичурин в России. Бербанк применял скрещивание для получения желательных комбинаций, а также для того, чтобы вызвать усиленную изменчивость. Он использовал и влияния возможно благоприятных сочетаний удобрения и других внешних факторов для максимального развития хозяйственно ценных признаков. Однако основным методом его работы был очень строгий отбор,

который при большой наблюдательности и верной оценке небольших различий и привел к большим успехам в создании новых сортов как хозяйственно полезных, так и декоративных растений. Подобные же успехи в выведении главным образом плодовых и ягодных культур были достигнуты Мичуриным с применением тех же методов гибридизации, отбора сеянцев и их дальнейшего воспитания.

Мичурин задался целью вывести для центральных и даже северных областей России новые сорта, которые бы соединяли в себе качества лучших южноевропейских сортов с выносливостью местных культурных или даже диких видов плодовых. Особенно часто применялось скрещивание с дичками из дальневосточных областей, хорошо приспособленными к суровым местным условиям. Мичурин полагал, что климатические условия средней России должны привести к доминированию зимостойкости дикого вида, а воспитание в наилучших условиях садоводческой техники должно обеспечить доминирование высоких качеств южных сортов. Межвидовая и особенно межродовая гибридизация встречают затруднения из-за обычной нескрещиваемости представителей разных видов или, если даже скрещивание удалось, бесплодности гибридов. Мичурин разработал свои методы преодоления этих препятствий. Для преодоления нескрещиваемости применялось предварительное скрещивание с третьей формой — «посредником». В некоторых случаях производилась предварительно прививка молодого сеянца (часто гибрида) в крону взрослого дерева («вегетативное сближение»), и после этого скрещивание нередко удавалось. Для преодоления бесплодия гибридов делалась прививка молодого гибрида в крону одной из исходных форм (метод «ментора»). Таким образом было, например, получено обильное плодоношение гибрида черемухи (*Prunus padus*) и черешни (*P. cerasifera*).

Мичурин вывел значительное количество прекрасных сортов плодовых деревьев. Широкую известность получила, например, исключительная по своей урожайности вишня Плодородная Мичурина, а также многие другие сорта вишни, сливы, груши и многие сорта яблони. В некоторых случаях были использованы спонтанные мутации. Например, известная Антоновка 600-граммовая является почковой мутацией. В большинстве случаев хороший результат получался при применении гибридизации и тщательного выбора из числа гибридных сеянцев. Простыми гибридами являются Славянка, Китайка золотая, двойными гибридами — Пепин шафранный, Бельфлёр-китайка. Иногда значительная роль приписывалась «воспитанию». Так, к гибриду Бельфлёр-китайки для усиления материнского влияния были привиты в крону черенки Бельфлёра желтого, а гибриду Кандиль-китайки — также в крону — черенки Кандиля. В обоих случаях наблюдалось в дальнейшем увеличение размера, более позднее созревание и улучшение лежкости плодов. Однако этот эксперимент произведен с молодыми гибридными сеянцами без какого-либо контроля. Между тем, по словам самого Мичурина, «по плодам первого урожая о достоинстве нового сорта судить нельзя — обычно формировка плодов доводится до совершенства лишь в течение ряда лет». Результаты «воспитания» могли, конечно, удерживаться в известной мере, поскольку плодовые размножаются вегетативным путем — прививками. Однако все же ряд мичуринских сортов оказался, к сожалению, малоустойчивыми.

У животных отдаленная гибридизация ведет обычно к бесплодию (например, гибриды между лошадью и ослом), и поэтому применяются лишь скрещивания между очень близкими видами, или, чаще между разными культурными породами, или между культурной и ближайшими дикими формами. Путем скрещивания скороспелой и продуктивной, но маловыносливой английской свиньи с позднеспелой украинской свиньей

были получены гибриды, которые после обратного скрещивания с английской дали достаточно удовлетворительную комбинацию свойств обеих пород. Путем строгого отбора было выведено несколько линий новой белой степной свиньи, которые при межлинейном скрещивании давали прекрасные результаты (М. Ф. Иванов). В настоящее время в Средней Азии создана порода горного мериноса в результате скрещивания мериноса с диким архаром и последующего отбора.

Во всех случаях удачное скрещивание дает, таким образом, многообразный материал, служащий лишь основой для отбора желательной комбинации признаков.

Сознательное комбинирование признаков требует, однако, точного знания наследственной структуры исходного материала. Это возможно лишь на основе современного генетического анализа, вскрывающего связь между морфофизиологическими признаками организации и наследственными изменениями (генными, геномными и хромосомными мутациями). Такое комбинирование нередко очень быстро дает результаты. Так, например, у люпина (*Lupinus luteus* и *L. angustifolius*), который раньше высевался просто как зеленое удобрение, за последние 20 лет выведены культурные сорта, отличающиеся вдвое бо́льшим весом семян, отсутствием ядовитых алкалоидов, мягкой оболочкой семян, нераскрывающимися бобами, не отламывающимися бобами, неопушенными бобами, высоким положением бобов, устойчивостью к содержанию извести и к большой влажности почвы, быстрым развитием, ветвлением и многим другим (неопушенность бобов и высокое их положение защищают от намокания семян в дождливую погоду).

Значительные результаты получены в течение последних десятилетий при выведении новых сортов садовой земляники и многих других сельскохозяйственных культур. Методом выявления и комбинирования мутаций выведено огромное количество декоративных растений. Так, например, китайская примула (*Primula sinensis*), ввезенная в Европу в 1820 г., давала при ее культивировании время от времени различные уклонения, из которых зарегистрировано и использовано более 30 хорошо изученных мутаций. Путем их комбинирования получено огромное количество сортов, различающихся главным образом по форме и окраске цветов.

Во всех этих случаях происходило сознательное комбинирование мутаций путем скрещивания. Последнее приводит, однако, не к простому комбинированию признаков, а к их интеграции в новом организме. Нередко комбинирование мутаций приводит поэтому к развитию новых свойств и даже к появлению совершенно неожиданных новообразований. Так, например, при скрещивании двух сортов красных бобов (*Phaseolus multiflores*) были получены клубнеобразные корни.

Так как растения размножаются и вегетативным путем, то у них могут быть использованы и соматические мутации (почковые мутации — «спорты»), причем даже тогда, когда новые сорта бесплодны. Они размножаются тогда клубнями, корневищами, отводками, а также прививками. Бесплодные мутации имеют нередко и особые преимущества. Известны бескосточковые сорта апельсинов, мандаринов, винограда и других культур. Такие бескосточковые сорта плодовых размножаются, конечно, только прививками. Многие сорта декоративных растений, в особенности махровые формы, также бесплодны и размножаются только вегетативным путем. Иногда даже плодовитые сорта в случае их полигибридной природы приходится размножать прививками, так как при половом размножении они дают расщепление и теряют свои качества (яблони и груши).

Возможность комбинирования все же ограничена и у растений,

так как у более далеких форм сказывается все в большей мере несовместимость чуждых геномов, а также несовместимость ядерных и цитоплазменных субстанций у различных видов. У животных гибридизация встречает еще более значительные препятствия и у разных видов, как правило, не дает благоприятных результатов. Если скрещивание даже удалось, то гибриды, содержащие наборы хромосом двух видов, обычно обладают сниженной жизнеспособностью вследствие нарушения генного баланса при соединении двух разных сбалансированных систем. Однако, если жизнеспособность и не снижена, а, быть может, даже повышена, плодовитость во всяком случае сильно ограничивается, или, чаще, гибриды совсем стерильны. Нормальная конъюгация разных хромосом и их равномерное распределение в делениях созревания невозможны, и половые клетки не развиваются. Однако у растений и это бесплодие может быть преодолено при нередко наблюдающейся спонтанной полиплоидии. Разделение хромосом без клеточного деления приводит к удвоению их числа, и тогда хромосомы каждого вида образуют нормальный диплоидный набор. Конъюгируют гомологичные хромосомы каждого вида между собой, и развиваются нормальные половые клетки, содержащие оба гаплоидных набора хромосом в каждой. В результате получаются плодовитые аллотетраплоидные организмы, объединяющие в себе два сбалансированных генома. При больших различиях баланс все же нарушен и жизнеспособность таких гибридов также снижена. Однако наличие двух хромосомных наборов и удвоенного числа генов дает огромные возможности более свободного мутирования и получения очень многих новых комбинаций. Среди этих последних встречаются и такие, жизнеспособность которых близка к исходным формам. Это дает широкие возможности для отбора и восстановления полной жизнеспособности и плодовитости на базе нового генного баланса. В некоторых случаях возможно и получение форм с повышенной продуктивностью и устойчивостью. Этим определяется большое значение полиплоидии для эволюции растений и для растениеводства.

Однако у животных полиплоидия не имеет этого значения, так как при обычной их раздельнополости и различиях в половых хромосомах она ведет к нарушению нормальных соотношений между половыми хромосомами и аутосомами и это приводит к ненормальностям в развитии пола (интерсексы, сверхсамки и т. п.). Сохранение и размножение полиплоидов возможно лишь в сочетании с партеногенезом у беспозвоночных и, быть может, иногда у низших позвоночных. Во всяком случае полиплоидия практически не имеет никакого значения для животноводства. Между тем у растений полиплоидия несомненно таит в себе огромные, еще далеко недостаточно использованные возможности.

Точное знание генетической структуры разных сортов и линий позволяет создавать и новые, хорошо сбалансированные генные системы у гибридов. Прежде всего отметим, что, хотя гибридизация ведет к гетерозиготности по очень большому числу генов, это вовсе не значит, что за нарушение баланса при скрещивании более далеких форм ответственна сама гетерозиготность гибридов. Сбалансированная генная система составляется из наиболее благоприятного сочетания различных генов, определяющего в своем взаимодействии с цитоплазмой развитие гармоничной, жизнеспособной и устойчивой организации. Она не только не исключает гетерозиготности, но даже наоборот, нередко определяется довольно высоким ее уровнем. Во многих случаях высоко гомозиготные линии (получаемые самоопылением или родственным скрещиванием) отличаются сниженной жизнеспособностью, а в результате скрещивания таких линий между собой получаются сразу вполне устойчивые и продуктивные особи (явление гетерозиса). Путем сознательного комбинирования инцухт-линий совершенно определенной генетической структуры удалось добиться не только желательного сочетания свойств, но и значительного увеличения продуктивности у кукурузы (гибридные сорта) за счет явлений гетерозиса.

Полиплоидия. Из ранее сказанного уже видно значение полиплоидии в растениеводстве. Это значение особенно возросло вследствие того, что были найдены методы экспериментального получения полиплоидов. Некоторые алкалоиды (колхицин) и другие соединения (аценафтен) вызывают задержку клеточного деления после уже состоявшегося разделения хромосом. Таким образом, нормальный набор хромосом удваивается и получаются тетраплоидные ткани, из которых могут быть получены диплоидные половые клетки. Если все хромосомы относятся к одному виду и одной расе или сорту, то говорят об аутотетраплоидии. Путем скрещивания с исходной формой может быть получена триплоидная форма, содержащая один диплоидный и один гаплоидный набор, а в результате удвоения числа хромосом у триплоида — гексаплоидная и т. п. У аутополиплоидов имеется не по одной паре гомологичных хромосом, а по нескольку, и это вызывает иногда неправильности в конъюгации и распределении хромосом в половых клетках. В результате плодовитость аутополиплоидов всегда снижена. С другой стороны, при скрещивании разных форм получаются гибриды, у которых до известной степени нарушено нормальное притяжение гомологичных хромосом (при структурных различиях), нормальная конъюгация также невозможна, вследствие этого плодовитость также оказывается сниженной. Однако при удвоении числа хромосом у гибрида плодовитость обычно полностью восстанавливается, и такие аллотетраплоиды (при разном числе хромосом у исходных форм — амфидиплоиды) дают ценнейший материал для работы селекционера.

Таким образом, после скрещивания близких форм (сортов, рас, подвидов и даже видов) получаются при удвоении числа хромосом аллотетраплоиды. У диких растений аллотетраплоидия обычно связана с более длительным развитием, большей величиной клеток и всех органов и, следовательно, с бо́льшими размерами самого растения, его цветов и плодов. Однолетние растения часто превращаются в двулетние. Обычно при сниженном испарении (транспирации) полиплоиды оказываются более устойчивыми в условиях недостаточной влажности почвы и более выносливыми в континентальном и холодном климатах. Поэтому на метод экспериментального получения тетраплоидов у культивируемых растений возлагались огромные надежды, тем более что большинство лучших культурных сортов растений действительно возникло в результате спонтанного удвоения числа хромосомных наборов. Так, культурные сорта овса (*Avena sativa*) являются по отношению к дикому овсу тетраплоидами и гексаплоидами. Из дикой пшеницы-однозернянки (*Triticum boeoticum*, $2n=14$) и древней культурной полбы (*T. monococcum*) возникли тетраплоидные культурные пшеницы — двузернянки (*T. dicoccum*, $2n=28$) и твердые пшеницы (*T. durum* и др.), а затем и гексаплоидные мягкие пшеницы (*T. spelta* и *T. aestivorum*, $2n=42$). Эти последние оказались наиболее выносливыми в умеренном климате и культивируются повсеместно на севере Европы. Полиплоидами являются и культурные формы льна, хлопка, люцерны, тыквы, картофеля, а также плодовые — вишни, сливы, груши, яблони и др.

Очень многие лучшие сорта декоративных растений являются тетраплоидами — нарциссы, гиацинты, ирисы и др. В последнее время применение колхицина позволило вывести замечательную тетраплоидную гречиху (В. Н. Сахаров) и хороший каучуконос — тетраплоидный одуванчик кок-сагыз, обладающий значительно увеличенной массой корней (М. С. Навашин).

И все же результаты получения искусственных полиплоидов привели к некоторому разочарованию. У культурных растений дальнейшая полиплоидизация часто не дает ожидаемых результатов в смысле увеличения продуктивности и устойчивости. Иногда наблюдается даже обратный результат, и в особенности снижение плодовитости. В этих случаях полиплоидия, очевидно, выводит организм уже за пределы оптимальных соотношений. В некоторых случаях удвоение числа хромосом не давало положительных результатов даже у диплоидных культурных форм. По Ф. Шваницу (F. Schwanitz), это объясняется тем, что у культурных сортов растений уже достигнуты максимальные для данного генома возможности. Обычно у них наблюдаются и большие размеры самого растения и его клеток («Gigascharakter»), и увеличенные хромосомы, так что увеличение числа хромосом, приводя к дальнейшему увеличению их общей массы, выводит клетки и организмы в целом за пределы оптимальных соотношений.

Если непосредственные результаты полиплоидизации не всегда удовлетворительны, то все же это не значит, что этот метод себя не оправдывает. Прежде всего всегда можно рассчитывать на положительные результаты при скрещивании с мало окультуренными и близкими дикими растениями. В этом случае аллополиплоидия обычно уже сразу дает значительное увеличение продуктивности. Однако во всех случаях, даже при отсутствии явлений гетерозиса и при пониженной плодовитости, при межсортовом скрещивании аллополиплоидия дает значительное увеличение возможности мутирования, а при половом воспроизведении — огромное количество разнообразных комбинаций. Отбор представляет в этом случае неисчерпаемые возможности выведения стойких и продуктивных сортов, в особенности при учете физиологических особенностей различных вариантов. Правда, в этом случае увеличивается и трудоемкость селекционной работы.

Весьма существенное значение имеет также учет условий культуры, так как разные мутанты по-разному реагируют на разные внешние факторы. Тетраплоидные огурцы, высеянные на грядку, гораздо слабее диплоидных и обладают весьма сниженной плодовитостью. Однако в теплице они оказались заметно более производительными. Культурные формы вообще отличаются большей требовательностью к условиям культивирования, но зато гораздо полнее используют, например, удобрения.

При скрещивании разных полиплоидов возможности комбинирования и отбора возрастают еще более, и это дает иногда результаты, недостижимые для каждого сорта в отдельности. Скрещивание полиплоидной сахаристой сахарной свеклы с полиплоидной высокоурожайной свеклой позволило соединить урожайность с сахаристостью и значительно увеличить общий выход сахара с гектара. Лучшие сорта земляники (*Fragaria*) получены путем гибридизации октаплоидных форм (*F. chiloensis*$\times$*F. collina*= =*F. grandifolia*, $2n=56$). Садовая далия (*Dahlia variabilis*) — октаплоид, происшедший в результате скрещивания двух аутотетраплоидных видов, что позволило быстро вывести огромное разнообразие красивых цветов.

Ценность полиплоидии заключается, следовательно, главным образом в возможности чрезвычайно широкого накопления и комбинирования мутаций и соответственно в значительно возрастающих возможностях отбора наиболее желательных комбинаций. Однако все действительно новое создается все же в процессе мутирования, и поэтому основной задачей остается овладение мутационной изменчивостью.

Экспериментальные мутации. Применение ионизирующей радиации, главным образом в виде лучей Рентгена, а также химических мутагенных агентов, позволило в значительной мере увеличить количество вновь возникающих мутаций и использовать их для комбинирования и отбора при выведении новых сортов. Наибольшее значение приобрело применение мутагенных агентов при выведении специализированных сортов дрожжей и микроорганизмов, являющихся источниками антибиотиков. В этих случаях удавалось достигнуть в высшей степени большого увеличения продуктивности.

Возможности использования мутагенных агентов наиболее велики при работе с культурами микроорганизмов. Они также весьма перспективны в растениеводстве, так как у растений многие мутации оказываются вполне жизнеспособными. Среди полученных мутаций зерновых злаков встречаются резкие изменения во внешнем виде и в продуктивности. Так, в качестве простых мутаций получены четырехрядные формы ячменя из двухрядного, формы со стоячим колосом из форм с поникшим. Изменения касались и сроков созревания, и количества зерен. Яровые формы превращались иногда в результате однократной мутации в озимые. Получались и засухоустойчивые формы, а также формы, более устойчивые против различных заболеваний. Многие такие мутации были использованы в селекции для создания новых сортов ячменя, пшеницы, овса, горчицы и многих других культур (Штуббе, Å. Gustafsson и др.).

Мутагенные воздействия применимы и для получения измененных рас у культивируемых насекомых (например, шелкопрядов), а может быть, и у рыб. Однако чем выше интеграция геномных и эпигенетических систем, чем сложнее взаимозависимости между процессами индивидуального развития, чем выше их регуляторный характер и чем больше выражена целостность и устойчивость всей организации, тем труднее рассчитывать на положительные результаты гибридизации, полиплоидизации и даже отдельных мутаций. Наименьшие перспективы в этом отношении имеет применение мутагенных агентов у птиц и млекопитающих.

Взаимосвязанность процессов развития, их множественная обеспеченность и регуляторный характер приводят к тому, что основной материал эволюции — малые мутации — не получает вообще никакого выражения и в отдельности не может быть предметом отбора и комбинирования. Другие мутации выражаются в незначительных физиологических изменениях, которые устанавливаются лишь при специальном исследовании. Заметные мутации возможны лишь для менее «защищенных» процессов развития тех признаков, которые не имеют важного жизненного значения (окраска, форма и длина перьев или волос). Такие признаки легко отбираются и комбинируются. За исключением длины и качества шерсти, эти признаки не представляют особой хозяйственной ценности. Вообще же морфофизиологические наследственные изменения, как правило, у высших животных либо не имеют видимого выражения, либо проявляются сразу как значительные нарушения жизненных функций, нередко прямо как уродства. Последнее есть выражение преодоления верхнего порога защищенности («забуференности») нормальных процессов развития. Однако и незаметное накопление малых мутаций одного направления может привести к превышению порогового уровня защищенности нормального развития, и тогда одна малая мутация сразу выразится в виде крупного нарушения морфофизиологической нормы. Поэтому видимые мутации вызывают столь значительные изменения в организации и в физиологических функциях, что, как правило, не могут быть использованы (такие мутации, как Niatta, Dexter и др., хотя и связаны с хорошей продуктивностью в гетерозиготном состоянии, но летальны в гомозиготе и вызывают систематическую убыль молодняка; их использование вряд ли целесообразно).

Вследствие сказанного отбор и комбинирование отдельных мутаций оказываются у высших животных весьма затрудненными. Остается лишь

путь отбора готовых комбинаций по их суммарному эффекту (продуктивности), а затем и комбинирование различных качеств, имеющих такую комплексную наследственную основу. Этот путь является вполне эффективным, так как у высших позвоночных регуляторный характер индивидуального развития, затрудняющий выявление малых мутаций, вместе с тем способствует и их накоплению в скрытом виде. Насыщенность нормального генотипа многими мутациями, из которых большинство находится, конечно, в гетерозиготном состоянии, ведет к большой лабильности наследственной основы организма, которая очень быстро перестраивается при изменении предъявляемых средой требований. Поэтому, хотя отдельные мутации почти недоступны для контроля, вся организация оказывается столь подвижной, что дает наилучшие возможности для отбора по суммарным морфологическим и физиологическим их выражениям.

Полное овладение изменчивостью означает, однако, не отбор случайных наследственных изменений, а получение совершенно определенных мутаций в любом числе. К сожалению, этот этап развития генетики пока еще не достигнут, и на его пути стоят большие трудности. Что эти трудности преодолимы, видно по некоторым достижениям последних десятилетий. Экспериментальная полиплоидия является уже примером совершенно сознательного направленного изменения наследственной основы организма. Таким образом, можно, по крайней мере у растений, вызвать к жизни некоторые заранее заданные свойства и создать условия для дальнейшего их совершенствования. Различные мутагенные агенты — ионизирующая радиация, ультрафиолетовые лучи и температурные воздействия — обладают некоторой специфичностью, вызывая то хромосомные перестройки, то генные мутации. Есть также указания на возможность специфического действия некоторых химических мутагенов.

Современные представления о химической основе хромосом и о строении молекулы ДНК открывают путь и для возможной их перестройки. Конечно, любая перестройка всей молекулы была бы летальна, а перестройка одного или немногих звеньев в цепи ДНК всегда будет случайным событием (т. е. такой же случайной мутацией, как и все, нам уже известные). Мы вряд ли сможем точно локализовать воздействие в цепи множества одинаковых звеньев, различающихся не по своему составу, а по положению и связям. Однако в опытах с бактериями уже намечается возможный путь воздействия на молекулу ДНК. Он лежит во внесении молекул чуждой ДНК или их обломков, которые могли бы прямо войти в состав исходной молекулы как добавление и вызвать таким образом некоторую надстройку над нормальным генотипом. Как бы то ни было, получение мутаций с определенными, заранее заданными свойствами является наиболее актуальной задачей будущего.

Рассматривая вопрос об овладении изменчивостью, нельзя забывать и о значении форм реагирования на специальные условия существования, т. е. модификационной изменчивости. Очень важно, чтобы наши культуры были устойчивы и продуктивны в разных условиях существования. Самое тщательное районирование сортов не может нас избавить от неожиданных колебаний в климатических факторах. Год с избыточной влажностью сменяется засушливым, меняется интенсивность инсоляции и число солнечных дней, меняются и средние температуры. Наконец, и почвы не бывают стандартными, и трудно учесть все небольшие локальные различия. Все это требует значительной индивидуальной приспособляемости к этим различным условиям. Данный сорт должен не только выживать при разных условиях, но и давать свою нормальную продукцию. Этого можно достичь только применением последовательного отбора именно в таких меняющихся условиях культуры.

Невозможность достижения полной приспособленности к любым условиям заставляет, конечно, выбирать оптимальные условия культивирования для каждого сорта. Это означает доведение биотехники до ее высшего уровня, когда учитываются специфические потребности каждого сорта, и притом для каждой стадии развития. Только в этих условиях возможно максимальное выявление качества и количества требуемой продукции.

Высокая агротехника и совершенная зоотехния являются, однако, не только средством управления модификационной изменчивостью, т. е. выявления оптимальных норм реагирования. Они являются несомненно также средством для поддержания сорта или породы на высоком уровне и даже вспомогательным средством для дальнейшего поднятия их качеств при непременном участии селекции, к вопросу о значении которой мы еще вернемся в дальнейшем (см. гл. III, 4).

ГЛАВА III

ДВИЖУЩИЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

...я убежден, что Естественный отбор был самым важным, но не исключительным фактором изменения.

Ч. Дарвин.

Явления индивидуальной изменчивости поставляют лишь сырой материал для эволюционного процесса. Этот материал отсеивается и подвергается известной переработке в борьбе организмов за существование. Только естественный отбор наиболее приспособленных особей дает изменяемости организмов определенное направление. Мы видели, что даже изменение выражения отдельных мутаций идет под руководящим влиянием естественного отбора. Поэтому только дарвиновские борьба за существование и естественный отбор имеют значение движущих факторов эволюции.

1. БИОГЕОЦЕНОЗ КАК АРЕНА ПЕРВИЧНЫХ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ

Организмы живут и размножаются всегда в совершенно определенной среде, к которой они в известной мере приспособлены. Для каждого вида организмов внешняя среда характеризуется составом воды или почвы, их химическими и физическими свойствами, почвенной флорой и фауной, растительным покровом, животным населением, а также целым комплексом факторов, которые можно назвать климатом и микроклиматом в широком смысле слова (влажность почвы и воздуха, температура, освещенность, течение воды и движение воздуха, а также периодические и случайные изменения этих факторов).

Приспособленность означает нормальную жизнедеятельность данного организма в данных условиях существования и характеризуется сложным взаимодействием со всеми указанными факторами, которые входят в его нормальную жизненную обстановку. Эта приспособленность выражается не только по отношению к факторам неорганической среды, но и по отношению к другим организмам, совместно с ним обитающим в этой среде. С последними он может конкурировать или сожительствовать, может их использовать в качестве пищевого материала, а может, наоборот, служить пищей для них. Таким образом, устанавливаются очень сложные связи, которые все вместе образуют нормальные условия существования данного вида организмов. Эти условия различны в разной среде (водной, воздушной, подземной), на разных почвах, в различных местах (биотопах), в различных климатах и микроклиматах, при различном составе растительного и животного населения. Однако всегда ясно выражена взаимная приспособленность организмов в типичных местообитаниях. Организмы образуют взаимосвязанные комплексы, характерные для определенных местообитаний. Такие типичные сообщества организмов называются биоценозами.

В состав последних входят, следовательно, как характерный растительный покров, так и животное население. Необходимость этой взаимосвязи понятна уже из того, что все животные существуют в конце концов за счет растений. Однако растения черпают необходимые им жизненные средства из окружающей неорганической среды (из углекислоты воздуха и из воды с растворенными в ней солями почвы). Поэтому, рассматривая жизнь данного комплекса организмов (биоценоза), мы не должны упускать связи с данными почвенными и климатическими факторами, которые являются такой же основой существования растительного покрова, как последний является основой для жизни животного населения. Поэтому мы в дальнейшем будем пользоваться термином В. Н. Сукачева «биогеоценоз» для обозначения взаимосвязанных комплексов организмов, характерных для известных почвенно-климатических условий.

В понятие биогеоценоза входят все связи между организмами и средой, а следовательно, как взаимозависимости между разными видами растений и животных, так и взаимозависимости между особями одного и того же вида. Сказанное об определенности взаимоотношений между элементами биогеоценоза вовсе не означает, однако, неизменности его состава. Здесь возможны как случайные, так и периодические колебания, а также исторические изменения, которые тогда сопровождаются и изменениями в самих организмах. Все эти изменения несомненно регулируются в известной степени действием внутренних сил самого биогеоценоза (см. гл. X, 5). Вхождение известных организмов в состав определенных биогеоценозов не означает также их строгой связанности. Некоторые виды организмов могут в разных возрастах (стадиях развития) или в разных сезонах входить в разные биогеоценозы. Некоторые подвижные или вообще эврибионтные организмы могут входить в состав разных биогеоценозов (очень часто у птиц, например, гнездование осуществляется в одном биоценозе, а питание — в другом).

Среди взаимозависимостей между организмами, входящими в состав определенных биогеоценозов, основное значение имеют пищевые связи, как прямые (типа взаимоотношений между хищником и жертвой), так и косвенные (пищевая конкуренция). Сложность пищевых взаимоотношений между организмами, входящими в состав определенных биогеоценозов, вскрывается современными исследованиями экологов (рис. 104). В этом отношении особый интерес имеют цепи питания (пищевые ряды) В. Шелфорда (V. Shelford). Примером таких цепей может быть следующий ряд для массовых форм Северного моря: 1) планктон из диатомовых водорослей; 2) веслоногие рачки (*Pseudocalanus*); 3) рыбка-песчанка (*Ammodytes*); 4) сельдь; 5) акулы и чайки.

Число звеньев от малой травоядной формы обычно не более 5—6. Если первым животным является крупная травоядная форма, то число звеньев невелико. Такова, например, цепь: 1) растительность; 2) заяц; 3) лиса. С каждым звеном в цепи питания организмы крупнее, они размножаются медленнее, и число особей становится меньше («пирамида чисел» Элтона). Для паразитов порядок обратный: сверхпаразиты мельче и многочисленнее. В цепях питания мы, конечно, не имеем замкнутых образований — они взаимодействуют с другими цепями в тех же биоценозах (подобно тому как существует обмен организмами и пищевое взаимодействие также и между целыми биоценозами). Однако в цепях питания мы видим наиболее типичные формы зависимостей, имеющие доминирующее значение в данных условиях. Ясно, что лишь соседние звенья обнаруживают непосредственную пищевую связь (хищник и жертва).

Картина пищевых связей усложняется еще в значительной мере тем обстоятельством, что в большинстве случаев пищевая специализация животных не доходит до крайних пределов монофагии, когда животное

питается лишь строго определенной пищей, т. е. животными или растениями одного вида. Обычно эта пища весьма разнообразна (рис. 105).

Исследования пищевых связей имеют большое хозяйственное значение, так как позволяют учитывать природные ресурсы и возможности их восстановления и использования, а также открывают широкие перспективы для сознательного увеличения продуктивности рыбного или охотничьего хозяйства. С другой стороны, изучение таких взаимозависимостей, а также других условий, влияющих на реальную интенсивность размножения, позволяет учитывать размножение вредителей лесного и сельского хозяйства и разрабатывать биологические меры борьбы с ними. Особенно

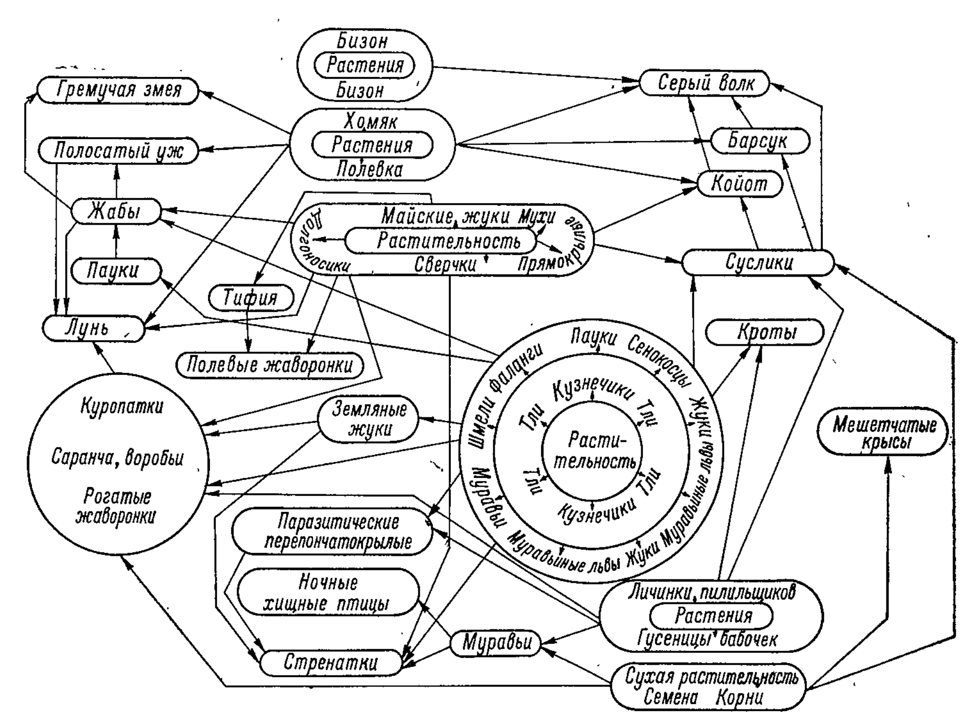


Рис. 104. Схема пищевых связей, иллюстрирующая сложные взаимоотношения организмов в биоценозах (прерии). (По Шелфорду).

быстрое размножение наблюдается у микроорганимзов — бактерий, водорослей и простейших. Однако оно возможно также и у высших животных, отличающихся высокой плодовитостью, например у мышевидных грызунов и у многих насекомых. В этом случае нередки вспышки массового размножения.

Учет факторов, ограничивающих размножение таких животных, приобретает огромное народнохозяйственное значение. Но именно здесь, при изучении каждой конкретной формы, особенно ясно видна огромная сложность взаимоотношений каждого организма с факторами внешней среды. Уже сама плодовитость есть величина переменная, зависящая от наследственных свойств данной особи, от физических факторов внешней среды и физиологического состояния организма, от рода питания и т. п. Однако и истребляемость организма зависит от весьма многих как физических, так и биотических факторов. Только на действительно хорошо изученных конкретных формах видна борьба за существование во всей ее исключительной сложности. В некоторых случаях ясно виден периодический характер массовых размножений, и тогда яснее выступает значение

тех факторов, которые играют главную роль в возникновении следующих затем периодов депрессии. Для некоторых животных основным фактором, ограничивающим их размножение, оказываются физические причины (неблагоприятная температура или влажность), еще чаще в роли такового выступает размножение хищников и паразитов, обычно непосредственно следующее за вспышкой массового размножения (рис. 106). Наконец, очень часто при достижении значительной плотности населения главная лимитирующая роль переходит к инфекционным заболеваниям.

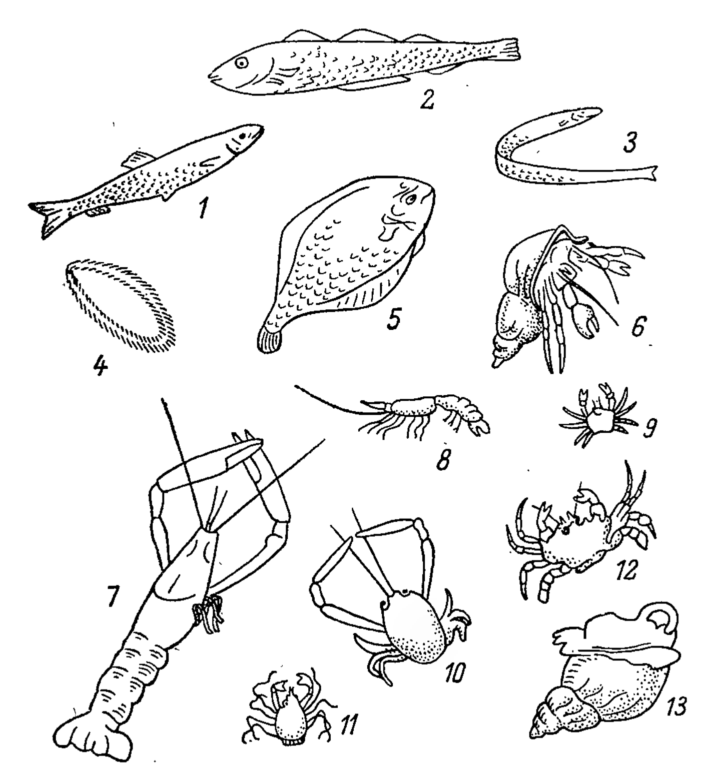


Рис. 105. Пища трески (*Gadus morhua*) в Северном море (По С. А. Зернову).

1 — *Clupea harengus*; *2* — *Odontogadus merlangus*; *3* — *Ammodytes lanceolata*; *4* — *Aphrodithe aculeata*; *5* — *Pleuronectes limanda*; *6* — *Eupagurus bernhardus*; *7* — *Nephrops norvegicus*; *8* — *Pandalus montagui*; *9* — *Portunus pussilus*; *10* — *Corysteus cassivelanus*; *11* — *Hyas coarcatus*; *12* — *Portunus holsatus*; *13* — *Buccinum undatum*.

Пример разнообразия пищи мало специализированного животного.

У млекопитающих эпизоотии являются часто основным фактором, ограничивающим их размножение. При достижении известной плотности населения число столкновений между особями возрастает настолько, что эпизоотия быстро захватывает почти всю популяцию и резко снижает ее численность. После этого оставшиеся в живых изолированные особи вновь начинают почти беспрепятственное размножение, доводящее популяцию данного вида до нового максимума.

Во всех этих исследованиях зоологи изучают подвижное равновесие, господствующее в природе в данный момент ее исторического существования. Эти исследования имеют, как сказано, большое народнохозяйственное значение. Однако они имеют и теоретическое значение, вскрывая все разнообразие факторов, лимитирующих размножение организмов.

Изучение этих факторов безусловно необходимо. Для дарвиниста, однако, этим задача не исчерпывается. Интересны не только факторы, нарушающие и восстанавливающие равновесие в численных соотношениях элементов биогеоценоза, но в еще большей степени важно изучение факторов, непрерывно смещающих саму точку равновесия и меняющих, следовательно, состав данного биоценоза. Только здесь мы видим в действии именно дарвиновскую борьбу за существование, связанную с изменением организмов и с изменением их положения в экономии природы.

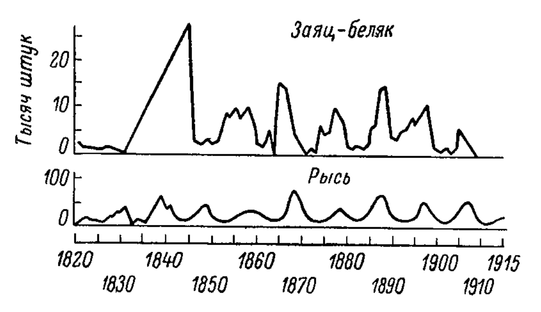


Рис. 106. Периодические колебания численности зайца-беляка и рыси за 95 лет. (По Хевитту).

Еще важнее для эволюционной теории те стороны борьбы за существование, которые влияют на изменение генетического состава популяций отдельных видов и тем самым определяют качественное преобразование данных организмов как представителей этих видов.

Это предполагает существование наследственных различий в развитии, строении и реакциях отдельных особей и наличие избирательного уничтожения (элиминации), связанного с соревнованием.

Процесс прогрессивной эволюции (в смысле биологического прогресса, см. стр. 407) предполагает, по Дарвину, переживание особей, обладающих преимуществом в борьбе за существование. В большинстве случаев это означает уменьшение истребляемости.

Популяция как элементарная эволюирующая единица

Биоценозы, как правило, имеют прерывистое распространение. Они распределяются по биотопам с соответствующими почвенно-климатическими условиями. Соответственно этому и особи определенного вида организмов не имеют сплошного распространения. Входя в состав определенных биогеоценозов, они распределяются группами по подходящим биотопам, образуя в каждом из них более или менее обособленное население — популяцию особей данного вида организмов. Величина и обособленность популяций могут быть весьма различными, и это зависит как от пространственных соотношений (большой однородный лес или маленькая роща, река, озеро или пруд, безграничная степь, луг в пойме реки или лужайка в лесу, большое заболоченное пространство или отдельное болотце и т. п.), так и от подвижности самого организма (способ рассеивания семян у растений, активное перемещение у животных). Во всяком случае жизнь и размножение особей данного вида организмов протекают в популяциях разной величины и разной обособленности, входящих в состав определенных биогеоценозов.

Эволюция определяется борьбой за существование в условиях сложных взаимоотношений между элементами биогеоценоза. Эти соотношения не являются постоянными. Кроме случайных и периодических колебаний, можно установить также наличие исторических изменений состава целых биогеоценозов. Наиболее существенным, основным выражением исторического преобразования живых систем (включая биоценозы) является эволюция морфофизиологической организации особей как представителей определенного вида организмов. Эта эволюция протекает только в ряду

поколений, т. е. в целых линиях особей, совместно составляющих данную популяцию во временной преемственности ее структуры. Наиболее типично протекает эволюция в популяциях, состоящих из свободно меж собой скрещивающихся особей. Только при скрещивании происходит перекомбинирование наследственных свойств — важнейший процесс перестройки наследственной основы организации.

Возможность свободного скрещивания ограничивается главным образом лишь особями одной популяции, хотя обычно возможен и более или менее свободный обмен мигрантами между разными популяциями одного и того же вида. Как уже сказано, степень обособленности между популяциями может быть весьма различной, и это зависит не только от территориальной их близости, но и от степени подвижности и средств расселения данного вида организмов.

Соревнование особей и естественный отбор протекают также в основном внутри популяции, и если биогеоценоз есть арена первичных эволюционных преобразований, то входящая в его состав популяция данного вида организмов является наименьшей эволюирующей единицей.

2. БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ И ЕЕ ФОРМЫ

> Запас пищи в семенах многих растений с первого взгляда не имеет никакого отношения к другим растениям. Но по быстрому росту молодых растеньиц, происходящих из семян, подобных гороху или бобам, и посеянных среди высокой травы, можно предположить, что главное значение этих запасов пищи в семени заключается в том, чтобы способствовать росту всходов, пока они вынуждены бороться с окружающей их, мощно развивающейся растительностью.
>
> Ч. Дарвин.

В основе борьбы за существование лежит стремление организмов к беспредельному размножению и сопротивление ему со стороны физических и биотических факторов внешней среды (включая и деятельность других особей того же вида).

Понятие борьбы за существование имеет сборный характер; в нем подчеркивается, однако, известная активность организма в стремлении сохранить свою жизнь и обеспечить жизнь своего потомства. Эта активность проявляется во всех формах борьбы за существование и составляет одну из наиболее ярких характеристик живой природы.

При определении активности организма в его борьбе за существование обычно основываются на геометрической прогрессии размножения. Геометрическая прогрессия размножения характеризует потенциальную интенсивность размножения организма. Она лежит в основе большинства представлений биологов, пытающихся выразить в числах ту силу жизни, которую нам приходится преодолевать для защиты наших культурных насаждений от посягательств непрошеных потребителей. Однако геометрическая прогрессия размножения не дает исчерпывающей характеристики реальному «давлению жизни» в обычных условиях существования и размножения организмов. Не дает она и объективной характеристики той роли, которую играют организмы в экономии природы. В самом деле, буревестник, откладывающий ежегодно по одному лишь яйцу, выступает в роли довольно активного деятеля природы, а пресноводная жемчужница, откладывающая 3 миллиона яиц, или гриб, высевающий тысячи миллиардов спор, проявляют фактически ничтожную деятельность.

В воспроизведении находит свое выражение лишь одна из форм активности организма, и при этом одна из наиболее примитивных форм жизнедеятельности. Однако ее значение для процесса эволюции бесспорно

К тому же именно она сравнительно легко поддается довольно точному учету.

Реальная размножаемость организма определяется его плодовитостью, т. е. числом зачатков, воспроизводимых в течение всей его жизни. При половом размножении животных это будет число откладываемых яиц или число рождаемых детенышей, у высших растений — число созревающих семян. Это число, конечно, не константно — оно меняется в зависимости от условий данного года, данного сезона, данной местности с ее жизненными ресурсами и, естественно, от индивидуальных свойств организма. Однако в общем оно колеблется около некоторого среднего уровня. Именно эта плодовитость организма и характеризует реальную (а не потенциальную) его размножаемость как одно из проявлений «давления жизни». В самом деле, если средняя численность организмов какого-то вида в данное время (эпоху) остается в общем довольно постоянной, то это означает, что ежегодно воспроизводится именно столько новых жизней, сколько ежегодно гибнет от различных причин. Число размножающихся особей не увеличивается, и поэтому «давление жизни», проявляемое определенным видом, остается в общем постоянным. Если N особей производит ежегодно n яиц или молоди, то такое же число n особей различного возраста (главным образом молоди) ежегодно гибнет. Число особей данной популяции или вида ($N+n-n=N$) остается постоянным. Геометрическая прогрессия размножения не определяет реального «давления жизни» при обычных условиях существования, так как неродившиеся или несозревшие и погибшие особи фактически не оставляют никакого потомства. Реальное «давление жизни» определяется только фактически существующими особями любого возраста, а не теми, которые могли бы родиться, если бы для этого были подходящие условия.

Если число нарождающихся жизней в среднем равно числу гибнущих, то мы получаем некоторый показатель интенсивности борьбы за существование.

Плодовитость организма (число яиц, откладываемых животным за всю жизнь, или число семян, производимых растением), отнесенная к единице времени, может служить таким мерилом общей интенсивности борьбы за существование, т. е. суммарной элиминации организма во всех его возрастах (начиная со стадии яйца и до зрелого состояния).

К сожалению, этот метод — учет реальной размножаемости — не дает возможности дифференцированного подхода. Мы не можем воспользоваться этим косвенным методом для учета интенсивности элиминации по различным стадиям и возрастам. Для этого необходимо непосредственное определение истребляемости данной формы. Ясно, что интенсивность борьбы за существование в различные периоды жизни организма достигает весьма различного уровня.

В сборном определении Дарвина заключаются весьма различные элементы. Все же именно в борьбе за существование коренится та динамика жизни, которая дает силу и направление естественному отбору и, таким образом, лежит в основе эволюционного процесса. Несмотря на некоторую неясность самого термина, вызвавшего многие недоразумения, трудно обойтись без дарвиновского понятия борьбы за существование. Не следует, однако, упускать из внимания сложности взаимоотношений между организмами. Именно все эти сложные соотношения входят в дарвиновское понимание борьбы. Напомним хорошо известный пример Дарвина о влиянии числа кошек на урожай клевера (клевер опыляется шмелями, но мыши разоряют шмелиные гнезда; зато кошки уничтожают мышей и тем в конечном счете способствуют опылению клевера). Как видно, в понимание борьбы включаются и явления сотрудничества. Кроме того, учтем и дарвиновское понимание межвидовой борьбы, так как последняя

обычно трактуется в корне неправильно. Дарвин приводит в качестве примера таковой не борьбу жвачного животного с хищником и не борьбу насекомого с птицей, а борьбу, т. е. конкуренцию, между травоядным млекопитающим и саранчой.

Формы борьбы за существование

Борьба за существование в природе весьма многообразна в своих выражениях, но многообразна она и в своих последствиях. Различные формы борьбы за существование связаны с различными направлениями естественного отбора и налагают характерный отпечаток на процесс эволюции. Поэтому понятие борьбы за существование нуждается в расчленении. Наиболее известна попытка такого рода, принадлежащая Л. Моргану и Л. Плате. Эти авторы различают прежде всего две основные формы элиминации организмов.

I. Массовое уничтожение организмов стихийными силами без всякого отбора.

II. Индивидуальное уничтожение организмов физическими или биотическими факторами. Эта форма борьбы связана с отбором наиболее приспособленных к данным условиям существования.

Только эта вторая форма уничтожения имеет значение дарвиновской борьбы за существование как фактора, определяющего характер отбора и направление эволюции. В ней различают следующие виды борьбы.

1. Конституциональная борьба с факторами неорганической природы, при которой происходит уничтожение особей, наименее приспособленных к данным условиям климата (в широком смысле). Естественный отбор состоит в переживании особей, наиболее стойких при данных условиях температуры, влажности, солености, освещения и т. п., т. е. особей с наиболее выносливой конституцией. Кроме того, однако, возможен и отбор по линии выработки специальных средств борьбы с вредными влияниями: холодом, засухой, перегреванием и т. п.

2. Межвидовая борьба с особями другого вида организмов. Обычно сюда относят, кроме дарвиновских примеров конкуренции (вспомним «борьбу» жвачного с саранчой), также и гибель от хищников и паразитов.

3. Внутривидовая борьба, или конкуренция с особями того же вида, которая, по Дарвину, достигает особой остроты и является важнейшим фактором эволюции. В этом случае уничтожение менее приспособленных особей связано с естественным отбором более защищенных, более активных и вооруженных, выше организованных и, кроме того, более специализированных особей, обладающих также более совершенными формами размножения и заботы о потомстве.

Эта классификация, хотя и является общепризнанной, не может считаться удовлетворительной, так как в ней подчеркиваются не те стороны борьбы, которые выделял Дарвин, и даже самый термин «борьба» применяется не в дарвиновском смысле, а скорее в смысле прямой борьбы с климатом (1), с врагами (2) и с конкурентами (3).

Мы видели, что понятие «борьба за существование» является довольно сложным и в своих границах недостаточно определенным. Под ним не всегда подразумевается именно борьба и уж во всяком случае далеко не всегда прямая. Поэтому делались многие попытки замены его другим термином. В предложенном К. А. Тимирязевым и Л. Морганом термине «элиминация» заключается, однако, не только другой аспект явлений борьбы за существование, но и значительное ограничение дарвиновского понятия. Оно имеет, правда, преимущество полной определенности, при которой явления элиминации могут получить не только качественную

характеристику, но и количественную оценку. С другой стороны, для понимания эволюции имеет значение только избирательная элиминация, а в этом случае элиминация есть лишь обратная сторона естественного отбора. В генетической теории естественного отбора (Р. Фишер, S. Wright, Холден) имеется лишь количественная оценка явлений и борьба за существование рассматривается в том же аспекте, т. е. только как избирательная элиминация. Таким образом, борьба за существование в дарвиновском смысле собственно выпала из числа факторов эволюции.

Понятие элиминации, однако, ни в коем случае не может быть заменой дарвиновского понятия — оно лишено динамичности. Кроме того, элиминация является процессом, протекающим только внутри популяции под влиянием причин, лежащих вне популяции. Организм является лишь пассивным объектом элиминации. Между тем в дарвиновском понимании борьбы за существование подчеркивается именно активность организма в борьбе за свою жизнь, и эта борьба протекает внутри биогеоценоза при сложном взаимодействии его компонентов. Все другие попытки заменить термин «борьба за существование» оказывались еще менее удачными. Если термин Дарвина и не совсем хорош, так как его нельзя понимать буквально, то ведь это относится ко многим новым понятиям, если для их обозначения пользоваться старыми терминами.*

Понятие «борьба за существование» необходимо сохранить в его первоначальном смысле. Во избежание недоразумений нужно, однако, дать точное определение его границ. Дарвин понимал его очень широко, и в этом широком смысле мы теперь могли бы говорить о биогеоценотических соотношениях. Для нас важно, однако, выделить те из биогеоценотических взаимоотношений, которые определяют течение эволюции определенного вида организмов, входящего в состав данного биогеоценоза. В этом случае основным содержанием борьбы за существование будет борьба за жизнь и размножение особей данного вида или особей данной популяции одного вида. Если этим ограничиться, то это внесет уже достаточную определенность, так как исключает «борьбу всех против всех».

Под борьбой за существование в широком смысле слова мы понимаем, следовательно, и борьбу особей данного вида с факторами неорганической природы, и борьбу с представителями другого вида организмов, т.е. межвидовую борьбу, и, наконец, внутривидовую борьбу. Конституциональная и межвидовая борьба сами по себе являются лишь уничтожающими факторами, которые могут привести к полной гибели особей данного вида на определенной территории. Преобразующее влияние эти факторы могут оказать только через посредство внутривидовой борьбы особей. Только внутривидовая борьба ведет при различиях в свойствах отдельных особей к перестройке системы вида и при скрещивании особей — к созданию новых форм организации.

Внутривидовое состязание является поэтому важнейшей формой борьбы за существование, которая заслуживает выделения, требует точного определения и дальнейшего расчленения. Только она непосредственно связана с дифференциальной смертностью и дифференциальным размножением различных особей данного вида организмов.

Возникающие иногда споры о том, действительно ли внутривидовая конкуренция острее (как полагал Дарвин), чем межвидовая, не имеют для нас никакого значения, так как эти явления лежат в разных плоскостях. Вопрос этот, конечно, важен для эколога, так как определяет возможность совместного существования и использования одних и тех же

* Все мы миримся с терминами «эволюция» и «развитие», хотя в прямом смысле эти слова совершенно не отвечают содержаниям понятий, которые предполагают преобразования форм, обязательно связанные с новообразованием, а вовсе не с развертыванием уже существующих зачатков.

жизненных средств особями разных видов в одном и том же биогеоценозе. Однако для эволюционной теории он не имеет значения вследствие качественных различий между разными биологическими системами — видом и биоценозом. Эти различия определяются прежде всего существованием полового размножения, которое объединяет особей одного вида в целостную систему, связанную многократными линиями родства и обмена наследственным материалом. Гибель отдельных особей при внутривидовом состязании всегда сопровождается переживанием других особей того же вида. Поэтому даже самое острое состязание не уничтожает систему, а только совершенствует ее.

Между тем межвидовое состязание несет гибель всем особям данного вида на данной территории, если он оказывается менее преуспевающим в борьбе за одни и те же пищевые ресурсы. Даже самое легкое преимущество конкурирующего вида может привести к полному вытеснению и уничтожению другого вида, обитающего в том же биотопе. Таким образом и перестраивается состав биоценозов. Межвидовая конкуренция является основным фактором перестройки (т. е. эволюции) целых биоценозов. Вид может выжить в борьбе с более сильным конкурентом только при условии выхода из этой конкуренции, т. е. путем экологического расхождения. Для вида межвидовая конкуренция представляет лишь один из внешних повреждающих факторов (притом наиболее опасных), к которому вид должен приспособиться. Это приспособление к наличию более сильных межвидовых конкурентов возможно лишь путем естественного отбора особей с уклоняющимися потребностями, т. е. на основе внутривидового соревнования в способах добывания жизненных средств.

Только внутривидовая борьба является подлинной движущей силой эволюции. Даже самая острая конкуренция внутри вида никогда не приносит ему вреда, а только ведет его к дальнейшему прогрессу или — при явлениях более детального расхождения — к специализации.

Хотя конкуренция в добывании жизненных средств является самой существенной формой внутривидовой борьбы, последняя не ограничивается одной лишь конкуренцией. Несомненное значение имеет в эволюции и внутривидовое состязание в средствах защиты от неблагоприятных внешних влияний как неорганической среды, так и биотических факторов (хищников, паразитов, болезней и конкурентов). Во всех случаях внутривидовой борьбы лучше пользоваться другим термином, которым пользовался и Дарвин, — competition, т. е. соревнование. При этом предполагается как активное (конкуренция), так и пассивное соревнование особей внутри вида. В соревновании проявляются индивидуальные качества в строении и жизненных функциях организма. Соревнование простирается на все фазы жизни особи и завершается ее размножением. На первый план выдвигается активность организма в борьбе за жизнь и размножение популяции и вида, что соответствует основной мысли Дарвина.

Результатом соревнования разнородных особей данного вида в борьбе за жизнь и размножение и результатом их сравнительной оценки в условиях данного биогеоценоза является их избирательная элиминация. Последняя оказывается для каждой особи однократным событием, завершающим ее борьбу за жизнь, прерывающим размножение и сокращающим численность потомства. Как сказано, только избирательное уничтожение (элиминация), связанное с соревнованием между различными особями данного вида (данной популяции), ведет к образованию новых форм.

Если всходы семян определенного вида растения все одинаково заглушаются окружающей растительностью, то данный вид растения не может получить распространения в условиях данной местности; если же в условиях другой местности всходы пробиваются или даже заглушают окружаю-

щую растительность, то данный вид может распространиться. Однако это обстоятельство само по себе поведет лишь к определению границ распространения этого вида и не послужит основанием для его изменения.

Только при существовании индивидуальных различий в прорастании семян, в скорости роста и развития отдельных особей данного вида элиминация приобретает избирательный характер. Одни растения заглушаются, а другие, находясь в тех же условиях, свободно пробиваются. Одни особи едва поддерживают свое существование среди густой растительности, другие достигают зрелости и производят достаточное количество полноценных семян. Только в этом случае, при наличии соревнования особей по их качествам, естественный отбор ведет путем сохранения наиболее приспособленных особей к созданию новых видов.

Различные формы борьбы за существование, которые разбираются в дальнейшем изложении, все имеют значение в процессе эволюции. Все они определяют пути этой эволюции. Однако *создание новых форм идет всегда исключительно через соревнование особей внутри данной популяции.*

Дарвиновское понятие борьбы за существование заключает в себе, следовательно, по меньшей мере две одинаково важные стороны. С одной стороны, она всегда связана с уничтожением — с истребляемостью особей определенного вида, т. е. с различными формами элиминации. Это как бы отрицательная характеристика борьбы. С другой стороны, известные элементы активной или пассивной конкуренции между особями одного вида являются не менее обязательной характеристикой дарвиновской борьбы за существование. В соревновании мы имеем как бы положительную характеристику дарвиновской борьбы за существование.

Формы элиминации

В элиминации выражается сопротивление среды размножению организма. Можно пользоваться различными критериями для выделения типичных форм элиминации, например по времени действия, различать постоянную и периодическую элиминацию. Можно проводить классификацию по элиминирующим факторам — физическим (холод, засуха и т. п.), физиологическим (голод), биологическим (хищник, паразит, эпизоотия), по объектам элиминации (особи, семьи, популяции, виды) или по возрастам объектов (гаметы, зародыши, личинки, молодь, зрелые особи). Так как все эти характеристики имеют свое значение и позволяют учесть специфику влияния различных форм борьбы на направление эволюционного процесса, то нам придется дать комбинированную классификацию.

Общая элиминация, или случайная истребляемость. Гибель отдельной особи зависит всецело от случая. Вопрос жизни или смерти не решается тогда индивидуальными свойствами организма, так как он случайно оказывается перед лицом фактора подавляющей силы, уничтожающего любую особь данного вида, оказавшуюся в сфере его влияния (таковым может быть и хищник, паразит или инфекционное заболевание).

Общая элиминация может иметь постоянный характер, если она не связана с определенным сезоном, или периодический (период дождей, летней засухи, зимнего холода, период размножения хищника или паразита). Она может падать в основном на определенный возраст (яйцо, личинка, зрелое животное, семя, сеянец, растение) — возрастная общая элиминация. Казалось бы, раз гибель отдельной особи зависит от слепого случая, а не определяется индивидуальными ее свойствами, то элиминация, не имея избирательного характера, не может быть связана с естественным отбором. Однако это не так — возможен отбор через случайное переживание потомства. Дело в том, что при случайной истребляемости

больше шансов выжить имеют хотя бы единичные особи из многочисленного потомства плодовитой пары. В этом случае будет происходить естественный отбор на максимальную плодовитость. Это является результатом чисто статистической закономерности — большей вероятности сохранения отдельных особей из более многочисленных групп (потомств плодовитых особей), чем из малочисленных (потомств менее плодовитых особей).

Таков в значительной мере характер элиминации всех относительно мало защищенных животных, каковы протисты, коловратки и мелкие рачки, входящие в планктон и образующие основное питание многих рыб, или насекомые, служащие объектом питания многих птиц и других наземных позвоночных. Их высокая плодовитость есть результат, а следовательно, и показатель высокой общей элиминации.

Если общая элиминация имеет возрастной характер, то в ее результате меняется биологическое соотношение между возрастами. При высокой общей истребляемости взрослых животных происходит удлинение личиночной жизни за счет укорочения взрослой фазы. Таков цикл жизни многих насекомых (особенно при защищенности личинки, как у многих жуков, цикад и других форм, личинки которых живут в земле или внутри растительных тканей). Наоборот, при высокой общей истребляемости личинок происходит удлинение взрослой фазы. Таков цикл жизни многих червей, ракообразных, насекомых, моллюсков, иглокожих, рыб и амфибий, личинки которых истребляются в огромных количествах рыбами, хищными насекомыми и птицами. Во всех этих случаях мы имеем и высокую плодовитость. Однако в некоторых случаях общая элиминация достигает особенно высокой интенсивности. У паразитов чрезвычайно велика гибель яиц и личинок, которые лишь в результате редкого счастливого случая попадают в подходящего для них хозяина. В результате этого через постоянный отбор наиболее плодовитых особей достигнуты максимально мыслимые для животных количества половых клеток. У растений случайная гибель в особенности высока у форм, семена которых не обладают достаточным запасом питательных веществ.

Индивидуальная элиминация, или избирательное устранение. Индивидуальная элиминация может иметь постоянный или периодический характер; она может быть различной по возрастам. Однако при этом всегда наблюдается типичное переживание наиболее приспособленных особей. Избирательная элиминация осуществляется всегда и везде, пока имеются индивидуальные различия. Даже в оптимальных условиях существования лабораторных и полевых экспериментальных культур эта элиминация никогда не прекращается, и с существованием естественного отбора в этих случаях нельзя не считаться.

Индивидуальная элиминация может быть *прямой*, если отдельные особи устраняются непосредственно влиянием физических (климат) или биологических (хищники, паразиты) факторов, и может быть *косвенной*, если отдельные особи лишь ослабляются физиологическим фактором (голодом) и уничтожаются затем другими агентами или устраняются от размножения.

1. *Прямая элиминация физическими факторами* означает гибель отдельных особей от неблагоприятных метеорологических влияний (климат): крайних температур, недостатка или избытка влажности, механического действия ветра, потоков воды, прибоя, изменений концентрации солей в почве или в воде и т. п. При этом переживают особи, наиболее стойкие по своей общей конституции, наиболее защищенные от указанных неблагоприятных влияний особыми средствами защиты (покровы, защищающие от испарения или от потери тепла, панцири, защищающие от механических влияний). Кроме того, отбираются и особи, обладающие двигательными реакциями и инстинк-

тами, позволяющими им наиболее успешно избегать этих неблагоприятных влияний (таксисы, инстинкты миграции). Наконец, высокая истребляемость связана и с отбором — при прочих равных условиях — более плодовитых особей (на основе чисто статистической закономерности), обладающих более надежными приспособлениями для оплодотворения, для обеспечения яиц и молоди средствами защиты и питательным материалом.

2. Прямая элиминация биологическими факторами означает гибель отдельных особей от хищников, от паразитов и от инфекционных заболеваний. При этом переживают особи, наиболее защищенные своей общей активностью и силой, а также специальными средствами активной защиты (вооружением, органами чувств, скоростью передвижения), наиболее защищенные физиологическими средствами (иммунитет) или средствами пассивной защиты (панцири, иглы, защитная окраска в сочетании с соответствующими инстинктами). Кроме того, отбираются активные особи, обладающие хорошо развитыми органами чувств, инстинктами и высшими формами нервной деятельности, позволяющими избегать встречи с хищниками. Поэтому эта форма элиминации имеет большое значение в прогрессивной эволюции, в морфофизиологическом совершенствовании организации. Наконец, высокая степень истребляемости и в этом случае ведет к отбору (при равных условиях) более плодовитых особей, обладающих также более надежными средствами для оплодотворения и обеспечения сохранности яиц и питания и охраны жизни молоди.

3. Косвенная элиминация физиологическими факторами означает ослабление организма голодом при конкуренции за пищевые ресурсы, снижение плодовитости и устранение от размножения (отчасти и в результате половой конкуренции). Интенсивность этой элиминации возрастает с увеличением плотности населения («перенаселение»).

Ослабление организма голодом (чаще всего сезонное) ведет и к усиленному его истреблению другими факторами, как физическими (зимний холод, засуха), так и биологическими — врагами, паразитами, болезнями; так что голод редко бывает непосредственной причиной гибели животного.

Косвенная элиминация, связанная с переживанием наименее истощенных особей, означает отбор особей, наиболее успешно добывающих себе пропитание и наиболее экономно и продуктивно его использующих. Это ведет к развитию органов чувств, средств нападения (у хищников), а также соответствующих инстинктов, помогающих найти пропитание. Кроме того, это означает отбор особей, максимально использующих пищевой материал, что связано с прогрессом не только органов пищеварения, но, в сущности, всей организации, и в особенности всей физиологической конституции. Максимальное использование пищевых материалов, как правило, означает и пищевую специализацию, и различные способы накопления резервов.

Наконец, переживание менее истощенных особей означает естественный отбор менее плодовитых особей, тратящих единовременно меньше энергии на образование половых продуктов. Поэтому большая косвенная элиминация приводит к сокращению плодовитости в смысле уменьшения числа яиц в одной кладке (в виде компенсации может увеличиться длительность жизни и соответственно — число кладок). Сокращение плодовитости неизбежно связывается с максимальным обеспечением жизни немногочисленной молоди путем ее охраны от вредных влияний и от хищников.

Семейная элиминация. Уничтожение всего потомства одной пары представляет нередкое явление, так же как и уничтожение целиком целых семей, которые при совместной жизни подвергаются одним и тем же опасностям. Еще большее значение имеет, однако, то обстоятельство, что потомство одной пары является генетически более однообразным, чем особи всей популяции. Это означает, что как недостатки, ведущие к уничтожению, так и преимущества, приводящие к переживанию отдельных особей, нередко распространяются на все потомство одной пары. Поэтому семейная элиминация имеет место и там, где нет никаких признаков организованной семьи.

Семейная элиминация как раз и ведет к развитию организованной семьи, хотя бы в самых примитивных ее формах.

Происходит отбор наиболее защищенных кладок, отбор различных средств защиты икры и молоди (в виде запаса питательного материала, яйцевых оболочек, инстинктов, заставляющих молодь держаться в более защищенных местах). Однако особенно в результате семейной элиминации происходит отбор и, следовательно, эволюция различных форм заботы о потомстве, в том числе инстинктов гнездостроения, насиживания, охраны потомства, вскармливания молоди и т. п. Потомство особей с более совершенными формами заботы о потомстве выживает в большем числе и передает эти черты далее по наследству.

Групповая элиминация. Основой элиминации группового характера является также большее сходство, основанное на генетической близости, между особями одной естественной группы — популяции, формы, подвида, вида — по сравнению с особями любой другой равноценной группы.

Это сходство ставит всех представителей одной естественной группы в сходное положение в борьбе за существование. Поэтому элиминация захватывает нередко всех особей группы, оказавшихся менее приспособленными в данных условиях существования, чем любая особь другой группы. В результате происходит истребление целых популяций (форм, видов) или их вытеснение в известных условиях либо в известной местности другими формами, возникшими здесь же или распространившимися из соседних местностей (экологическими формами, подвидами, видами).

Эта форма элиминации вскрывает уничтожающую и распределяющую роль естественного отбора.

Мы не отрицаем существования уничтожающей и распределяющей роли естественного отбора, о которой так много говорят антидарвинисты. В этом частном случае отбор действительно является как бы решетом, отсеивающим готовые формы. Однако вместе с тем можно показать, что эти формы развились в результате творческой деятельности естественного отбора, при индивидуальной элиминации всех менее приспособленных особей.

Большое значение имеет соединение групповой элиминации с индивидуальной. Если каждая группа обладает известными преимуществами в некоторых реальных условиях, такое соединение, обеспечивая эволюцию каждой группы, приводит к расхождению признаков и распределению форм по различным биотопам.

Наконец, элиминация менее преуспевающих групп и вытеснение их более прогрессивными означает вместе с тем эволюцию большого масштаба (макроэволюцию), определяющую не только общий прогресс организации, но и преобразование самого механизма эволюции. Однако не нужно забывать, что прогрессивное развитие каждой преуспевающей группы определяется только избирательной элиминацией ее особей.

Формы соревнования

Элиминация приобретает явно избирательный, т. е. индивидуальный, характер только через соревнование генетически разнородных особей внутри данной популяции. В соревновании выражается положительная сто-

рона борьбы за существование, которая явно связана с самим организмом, с его активностью, с его стремлением к размножению и с творческой ролью естественного отбора.

Соревнование принимает различный характер в зависимости от форм его реализации (индивидуальное, групповое) и от степени активности его выражения.

Внутригрупповое соревнование. Внутригрупповое, или индивидуальное, соревнование протекает между отдельными особями одной популяции. Оно может иметь более активный характер конкуренции в борьбе за средства к сохранению жизни и за размножение или более пассивный характер соревнования в борьбе с неблагоприятными физическими и биологическими факторами внешней среды.

Индивидуальное активное соревнование выражается в конкуренции за жизненные средства, т. е. прежде всего за пищу (для водных животных — и за кислород, для растений — за свет, воду и соли). Оно обостряется по мере возрастающей плотности населения и, следовательно, прямо зависит от энергии размножения. Активное соревнование определяется в основном ограниченностью пищевых ресурсов и поэтому усиливается нередко в известные сезоны. Для животных умеренных и холодных стран оно особенно обостряется зимой (иногда и при летней засухе), когда резко падает доступность основных пищевых ресурсов (зеленых частей растения). Активное соревнование связано, следовательно, с косвенной элиминацией.

Если недостаток продуктов питания приводит к голодовке, хотя бы периодической, то борьба за существование выражается в конкуренции не только за добывание пищевого материала, но и за откладывание запасов, главным образом внутри самого организма (иногда животные собирают запасы пищевого материала в своих гнездах и норах), и за наиболее экономное использование пищевого материала и собственных резервов. Это связано со специализацией питания, с совершенствованием морфофизиологической конституции, а также с некоторыми специальными приспособлениями (жировые депо, инстинкты запасания впрок, миграция, спячка). Так как в этой форме соревнования переживание определяется в конце концов наименьшей истощенностью особи в период голодовки, то положительное значение приобретает и экономия в продукции половых клеток, особенно яиц. В общем результате соревнование за пищевые средства приводит к естественному отбору на совершенствование морфофизиологической конституции, связанное со специализацией питания и с наиболее экономичным обменом веществ, а также с уменьшением плодовитости, которое может компенсироваться продлением жизни и многократностью размножения.

Активная конкуренция особей может выражаться и в половой конкуренции за спаривание. Она связана с половым отбором (см. гл. I, 4) и ведет к эволюции некоторых вторичных половых признаков и соответствующих инстинктов.

Индивидуальное пассивное соревнование проявляется в непосредственной борьбе с физическими и биологическими факторами за сохранение жизни и оставление потомства. В этом случае речь идет о прямой элиминации в результате неблагоприятных климатических влияний, а также хищниками, паразитами и инфекционными заболеваниями. Соревнование имеет здесь пассивный характер, так как преуспевание одних особей, обладающих известными преимуществами в средствах защиты от общих врагов и вредных влияний, непосредственно не задевает интересов других особей. Оно не обостряется по мере увеличения численности популяции. Однако это не значит, что в борьбе за жизнь и размножение организм действительно пассивен. Наоборот, мы уже раньше

отмечали, что известная активность организма является общей его характеристикой при всех формах борьбы за существование. Хотя в данном случае и нет перенаселения и оно не определяет интенсивности конкуренции (как при активном соревновании в добывании жизненных средств), но все же последняя находится, как и в других формах борьбы за существование, в прямой зависимости от интенсивности размножения. Следовательно, активность организма выражается здесь в стремлении защитить свою жизнь от вредных влияний климата, от покушений со стороны хищников и паразитов и в стремлении к размножению. Пассивное соревнование связано с естественным отбором и выработкой наиболее эффективных средств защиты от вредных физических влияний, от врагов и паразитов. В этих случаях имеют значение крепкая конституция, общая активность и сила организма, степень развития его органов чувств, его инстинктов, а также специальное вооружение для активной защиты жизни и, наконец, средства пассивной защиты (панцири, защитная окраска, рисунок и форма).

Пассивное соревнование выражается и в процессах размножения. Чем выше истребляемость данного вида физическими и биотическими факторами, тем больше шансов оставить потомство имеют более плодовитые особи. Поэтому пассивное соревнование связано с отбором на средства, обеспечивающие встречу полов, оплодотворение и оставление возможно более многочисленного потомства. Оно ведет к развитию распознавательных и половых признаков и инстинктов, к увеличению плодовитости и к обеспечению жизни потомства (желток, яйцевые оболочки).

Межсемейное соревнование. Межсемейное соревнование выражается в борьбе за обеспечение жизни потомства. Так как особи, относящиеся к одному помету, обладают несколько большей степенью наследственного сходства между собой, чем с особями других пометов, то в соревновании за сохранение жизни они оказываются в сходных условиях. Переживание распространяется в значительной мере на целые пометы. Особенно большую роль играют при этом специальные средства защиты молоди — более или менее скрытое расположение кладок, охрана родителями, выкармливание. Это связано с эволюцией различных форм заботы о потомстве, выражающихся как в специальных инстинктах (гнездование, уход за молодью), так и в органах защиты яиц, зародышей и молоди (сумки, железы).

Межсемейное соревнование может приобретать активный характер конкуренции за места для икрометания, для гнездования и выведения молоди, что связано с развитием соответствующих инстинктов.

Межгрупповое соревнование. Межгрупповое соревнование выражается в конкуренции членов различных групп (форм, подвидов) за общую пищу и условия для размножения (активная форма соревнования, непосредственно задевающая интересы конкурента) или в борьбе разных групп с общими врагами и с условиями физической природы (пассивная форма соревнования).

1. Активное соревнование означает конкуренцию особей различных групп (обладающих известной генетической однородностью) за одинаковый пищевой материал (и лишь частично за условия для размножения — нерестилища, гнездовья). Эта конкуренция не достигает такой остроты, как внутри группы (вида), однако приводит к существенно иному результату при наличии половой обособленности членов различных групп. Если особи одной группы оказываются в несколько более выгодных условиях при идентичности и ограниченности жизненных средств, то при их стремлении к безграничному размножению (внутри группы) происходит полное вытеснение ими всей популяции второй группы в данной местности. Это касается особенно географических форм или подвидов

(виды обычно расходятся по своим пищевым потребностям), которые поэтому и не обладают общей территорией распространения.

2. П а с с и в н о е с о р е в н о в а н и е характеризует борьбу особей различных групп (форм, подвидов) с общими врагами и вредными физическими влияниями (климата).

Если в основе активного соревнования групп лежит общность жизненных средств (пища), то в основе пассивного соревнования лежат общие опасности, угрожающие жизни членов различных групп. В особенности это касается близких групп (подвидов), так как у более отдаленных форм обычно и враги разные. И в этом случае форма, обладающая известными преимуществами в борьбе с врагами, будет — при ее стремлении к размножению — вытеснять форму, находящуюся в менее выгодном положении, так как враги будут уничтожать преимущественно эту последнюю. Так как в других местностях, с иными условиями климата и биотического окружения, в более выгодном положении может оказаться именно другая группа, то вытеснение из одной местности вовсе не означает обязательного вымирания данной группы; она может вполне преуспевать в другом месте.

Поэтому в межгрупповом соревновании сказывается не только уничтожающая, но и распределяющая роль естественного отбора.

В соединении с индивидуальным межгрупповое соревнование имеет большое значение в процессе расхождения признаков, связанном с распределением расходящихся форм по различным областям, биотопам и экологическим нишам.

Межгрупповое соревнование косвенно способствует и общему прогрессу организации, идущему всегда на основе вытеснения устаревших форм организации новыми, более совершенными формами. Межгрупповое соревнование в степени отдельных приспособлений и качестве всей организации способствует также и эволюции самих факторов эволюции, так как связано с вытеснением форм, отстающих в темпах и качествах этой эволюции. Однако в основе всех этих изменений лежит все же внутригрупповое соревнование особей, ведущее к достижению преимуществ данной группы в ее борьбе с другими близкими группами. С другой стороны, только в межгрупповом соревновании могут развиться признаки, благоприятствующие жизни и расселению целых групп (семейств, популяций, рас), но не дающие никаких преимуществ особям в их индивидуальной жизни (высокая плодовитость, забота о потомстве, малая длительность жизни и т. п.).

Вмешательство человека в борьбу за существование и его роль в изменении флоры и фауны. Человек уже с доисторических времен оказывает сильнейшее влияние на всю живую природу. Охота и рубка леса человеком внесли новый элиминирующий фактор, прямо направленный на уничтожение некоторых объектов. Многие крупные животные истреблены еще в доисторическое время при прямом участии человека. Многие истреблены в историческое время — дикий тур (1627), тарпан (в середине XIX в.), птицы моа в Новой Зеландии и рокки на Мадагаскаре, бескрылая птица дронт, или додо, на острове Маврикия. В рекордно короткий срок истреблена стеллерова морская корова (1741—1768). На пути к истреблению стоят, собственно, все крупные дикие млекопитающие. Уничтожение лесов в древних культурных странах привело к изменению климата, эрозии почв и образованию ряда пустынь.

Еще большее значение имеет косвенное влияние деятельности человека. С развитием культуры биоценозы неизбежно перестраиваются. Исчезают болота; степи и леса заменяются полями. Многие птицы лишаются гнездовий, а млекопитающие — своих укрытий. Исчезает привычный пищевой материал. Идет уничтожение всех тех животных, которые не могут приспособиться к создаваемым человеком условиям.

И наоборот, человек культивирует определенные растения, а вместе с тем и всех тех животных, которые с ними связаны. Человек культивирует домашних животных, а вместе с тем и их паразитов. Домашние животные способствуют перестройке растительности на пастбищах. В охраняемые человеком полевые культуры проникают другие растения (сорняки, нередко имитаторы) и размножаются, защищенные от поедания домашними животными.

Таким образом, наряду с сознательным или непроизвольным уничтожением одних форм идет сознательное или непроизвольное размножение и распространение других.

Природные биоценозы заменяются новыми — искусственными. Таковы наши лесонасаждения, парки, сады, огороды и поля, вытесняющие девственные леса, луга, болота и степи.

Производится акклиматизация организмов из отдаленных стран и их интродукция во всех культурных странах. Вместе с тем изучаются взаимозависимости организмов во вновь создаваемых искусственных биоценозах с целью сознательного вмешательства в эти взаимозависимости. Подбор определенных форм должен способствовать размножению одних организмов и подавлять размножение других (реконструкция фауны). Так вырабатываются биологические основы борьбы с сорняками и вредителями лесного и сельского хозяйства. Так ведется и работа по более рациональной постановке полевого, садового, лесного, рыбного и охотничьего хозяйства.

Количественная характеристика борьбы за существование

Интенсивность элиминации. Интенсивность индивидуальной элиминации определяется, конечно, многими факторами. Она зависит от истребляющего влияния различных факторов внешней среды: климата в широком смысле слова, от наличия и численности хищников, паразитов и конкурентов в данном биогеоценозе. Наибольшее значение для прогрессивной эволюции имеет, однако, соотношение между численностью населения и количеством доступных жизненных средств в биогеоценозе.

Интенсивность элиминации, естественно, измеряется отношением числа уничтоженных особей к начальному их числу: $e=\frac{k}{m}=\frac{m-n}{m}$, где m — начальное число, например число отложенных яиц, а n — число взрослых, доживших до размножения. Число погибших $k=m-n$. Можно интенсивность элиминации определить и как вероятность уничтожения отдельной особи в виде дроби $e=\frac{1}{r}$, где $r=\frac{m}{m-n}$. Интенсивность элиминации различна для разных форм и вариантов внутри данной популяции, и это зависит от их качеств — активности и защищенности разных особей. Именно эти различия и имеют решающее значение, и только при их наличии элиминация приобретает избирательный характер, так как достигает различной интенсивности для разных вариантов.

При различиях в интенсивности элиминации двух альтернативных вариантов A и B, из которых B подвергается более интенсивной элиминации (абсолютная гибель больше на ns особей), разница между интенсивностью элиминации $e\,(A)$ и $e_1(B)$ равняется $e_1-e=\frac{(m-n)+ns}{m}-\frac{(m-n)}{m}=\frac{n}{m}s$. Отношение $\frac{n}{m}$, т. е. относительное выживание особей, для данной популя-

ции есть величина в среднем постоянная, которую можно для целей сравнения приравнять к единице. Разность в относительной гибели s называется коэффициентом элиминации. Коэффициент элиминации есть, следовательно, разность в уничтожении особей двух альтернативных вариантов (при их равной начальной численности и равных условиях существования), отнесенная к средней выживаемости особей.

Если определять интенсивность элиминации как вероятность гибели в виде дроби $e=\frac{1}{r}$, то разность в интенсивности элиминации двух альтернативных вариантов определяется просто, как разница в вероятности гибели особей обоих вариантов, и даст непосредственно тот же коэффициент элиминации. Если $e(A)=\frac{1}{r}$, то $e_1(B)=\frac{1}{r}+s$.

Интенсивность элиминации определяет, следовательно, и ее результаты, но только при существовании различий между вариантами.

От отрицательной оценки вариантов цифрой их гибели можно перейти и к положительной оценке в виде вероятности переживания и размножения.

Различия в способности использовать жизненные средства внешней среды, в способности избегнуть нападения хищников или неблагоприятных воздействий физических факторов можно назвать относительной приспособленностью в данных условиях существования.

Относительная приспособленность («fitness» Дарвина) альтернативных вариантов A и B может быть определена по отношению чисел выживших из одинакового начального числа особей (яиц) этих вариантов при одинаковых условиях существования: $f=\frac{n(1+s)}{n}=1+s$ (Райт). Различия в качествах разных вариантов ведут через дифференциальную смертность и дифференциальное размножение к естественному отбору. Относительная разница в выживании потомства равного числа особей разных вариантов в равных условиях существования называется величиной селекционного преимущества, или коэффициентом селекции.

Если вариант B оставил n потомков, а такое же число особей варианта A оставило при тех же условиях $n+ns$ потомков, то разница ns, отнесенная к числу особей, и будет величиной коэффициента селекции. Коэффициент селекции может быть определен и как разность в вероятности размножения двух альтернативных вариантов A и B.

Вероятность размножения определяется отношением числа переживших особей к исходному их числу. Понятно, что эта величина является дополнительной к вероятности уничтожения: $\frac{1}{k}=1-\frac{1}{r}$. Разница вероятностей размножения $\frac{1}{k}-\frac{1}{k_1}=s$.

Коэффициент селекции приблизительно равен коэффициенту элиминации, отличаясь от него лишь знаком. При обычно небольшом коэффициенте селекции обе величины считаются равнозначащими.

При указанных различиях в качествах вариантов скорость естественного отбора определяется, однако, не только величиной коэффициента селекции, но и напряженностью соревнования.

Напряженность соревнования. Борьба за существование, по Дарвину, включает в себя различные элементы. Однако в борьбе за жизнь особей одного вида всегда проявляется некоторое соревнование между отдельными особями, особенно активное в добывании средств к существованию (конкуренция) и менее активное в средствах защиты. Это внутривидовое соревнование особей и занимает центральное положение во всей концепции Дарвина. Оно не только является основной движущей силой эволюции, но при своей полной определенности допускает также возможность количественной оценки.*

Решающее значение в эволюции имеет напряженность соревнования особей в добывании и использовании жизненных средств, и наше дальнейшее изложение касается в первую очередь именно этой активной формы соревнования.

Общая напряженность активного соревнования определяется отношением между количеством населения и запасами доступных жизненных средств в данном биогеоценозе. Это отношение автоматически регулируется (см. гл. X, 5), и поэтому в установившихся условиях равновесия общую напряженность соревнования можно принять в среднем постоянной. Для вопросов эволюции существенны, однако, не абсолютные величины, а относительные, и в особенности изменение напряженности соревнования между различными вариантами в зависимости от количественных и качественных различий между ними.

Для популяций скрещивающихся между собой диплоидных особей, т. е. для «менделевских популяций», особое значение имеет напряженность соревнования между двумя (или тремя) альтернативными вариантами. Естественно, что напряженность соревнования возрастает пропорционально числу столкновений из-за общих интересов, т. е. прежде всего из-за одних и тех же жизненных средств. Число столкновений определяется вероятностью встречи разных особей, т. е. произведением из вероятностей наличия в данном месте одного и другого из альтернативных вариантов. Эти вероятности определяются концентрацией данных вариантов. Таким образом, если обозначить через p концентрацию варианта A, а через q — его альтернативу B, то напряженность соревнования между A и B должна быть пропорциональна произведению их концентраций: $w=apq$, где по условию альтернативности $q=1-p$. Коэффициент пропорциональности a означает постоянное в среднем отношение численности населения к запасам жизненных средств.

Напряженность соревнования возрастает, следовательно, по мере увеличения численности редкого варианта и достигает максимума при равенстве концентраций обоих вариантов. При этих условиях осуществляется максимальная возможность контактов между разными вариантами, в которых только и решается вопрос о преимуществах одного из вариантов перед другим (это не следует понимать буквально, как столкновение особей, речь идет лишь о максимальной возможности сравнительной оценки вариантов в данном биогеоценозе). Напряженность соревнования определяется средним числом таких столкновений, т. е. математической вероятностью встречи варианта A со своей альтернативой B в одних и тех же условиях. Эта вероятность ничтожна при малой концентрации одного из вариантов и максимальна при их равной концентрации (при доминировании, следовательно, 50% $AA+Aa$ и 50% aa, при полудоминантности, в случае одинакового преимущества гетерозиготы перед обеими гомозиготами — 25% AA, 50% Aa и 25% aa).

В эволюции решающее значение имеют качественные различия между вариантами, определяющие их селекционные преимущества в условиях данного биогеоценоза. Уже говорилось, что эти различия могут быть выражены с помощью величины коэффициента селекции s.

Мы приняли в наших определениях коэффициента селекции среднюю интенсивность элиминации особей данного вида в данном биогеоценозе

* Такие попытки уже делались, однако не в этом аспекте. Холден обозначает интенсивность соревнования как отношение числа элиминируемых особей к числу отбираемых. Ясно, что это другая характеристика борьбы или, точнее, ее последствий. Она близка к тому, что мы называем интенсивностью элиминации.

за величину постоянную. Точно так же мы приняли за постоянную величину и соотношение между численностью населения и запасами жизненных средств в биогеоценозе. В наши дальнейшие расчеты это не внесет ошибки, даже если эти соотношения будут изменяться. В случае изменений в общей интенсивности элиминации, в плотности населения или в запасах средств питания несомненно может измениться коэффициент селекции, так как на разных вариантах такие изменения могут отозваться поразному. В этом случае изменение учитывается и нашими формулами. Если же коэффициент селекции при этом не изменится, то сама абсолютная плотность, количество пищевых материалов или интенсивность общей элиминации не имеют в данном случае никакого значения. Значение имеют лишь относительное количество разных вариантов, т. е. их концентрация, и разница в их элиминации, т. е. коэффициент селекции.

Коэффициент селекции отражает качественные различия между вариантами, т. е. различия в их активности, в их способности добывать и использовать жизненные средства, в их способности к размножению. Все это определяет и напряженность соревнования между вариантами.

Если различия между вариантами ничтожны или в пределе таких различий нет вовсе, то напряженность соревнования между конкурентами равной силы достигает максимальной величины. С другой стороны, если различия велики и один из вариантов с легкостью овладевает всеми ресурсами жизненных средств, то его победа достигается в сущности без всякой борьбы. Таким образом, напряженность соревнования оказывается в обратной зависимости от величины коэффициента селекции. При малой величине последнего (в пределе до $s=0$), т. е. при равенстве партнеров, соревнование достигает предельной напряженности. При большом коэффициенте селекции (в пределе до $s=1$) напряженность соревнования падает до минимальных величин.

Выражая эти зависимости, можно условиться измерять напряженность соревнования между альтернативными вариантами следующей величиной: $w = pq\,\frac{1}{s}$. Эта величина удобно связывается и со скоростью естественного отбора, которая определяется как приращение концентрации отбираемого варианта в единицу времени, т. е. за одно поколение. При малой величине коэффициента селекции скорость отбора вычисляется по приближенной формуле $\Delta p = pqs$ и, следовательно, $\Delta p = ws^2$. Точная формула для одного поколения $\Delta p = pq\,\frac{s}{1-qs}$ и, следовательно, $\Delta p = w\,\frac{s^2}{1-qs}$.

Мы рассмотрели только активное соревнование в добывании жизненных средств. Соревнование в средствах защиты от повреждающих и уничтожающих факторов обнаруживает те же самые закономерности, так как вероятность гибели от внешнего фактора определяется также, с одной стороны, концентрацией вариантов в популяции, с другой — сравнительной оценкой их защищенности, т. е. тем же коэффициентом селекции. И в этом случае имеется максимум напряженности соревнования при равенстве концентраций (одинаковая вероятность гибели) и при качественном равенстве в средствах защиты, т. е. при минимальном значении коэффициента селекции. При больших различиях в концентрации преобладающая форма просто истребляется, а при больших различиях в средствах защиты (т. е. $s \approx 1$) истребляется менее защищенная форма фактически без всякого соревнования.

Мы рассмотрели различные формы борьбы за существование при освещении их с двух различных сторон: 1) со стороны истребляющей роли факторов внешней среды, роли, связанной с элиминацией менее приспособленных особей и подавлением их размножения; 2) со стороны роли самого организма, соревнующегося с другими организмами в борьбе за жизнь и размножение, в результате чего имеется переживание наиболее приспособленных особей, обладающих наиболее надежными средствами для обеспечения жизни своего потомства.

Различные формы элиминации явно определяют разные направления эволюционного процесса в связи с условиями внешней среды: приспособление строения и функций организма, его пищевую специализацию, эволюцию форм размножения и заботы о потомстве, а также географическое распределение организмов.

Различные формы соревнования не менее ясно связываются с эволюцией самой организации: усложнением организма при максимальной слаженности его строения и функций, развитием способов обеспечения потомства средствами защиты и питания и таксономическим расхождением организмов.

В первом аспекте все внимание фиксируется на элиминирующих факторах, и поэтому дается главным образом экологическая характеристика эволюции организма.

Во втором аспекте все внимание фиксируется на активности самого организма, и поэтому дается морфофизиологическая характеристика эволюции.

В обоих случаях борьба за существование ведет к сравнительной оценке особей данной популяции в условиях данного биогеоценоза, к избирательной их элиминации и естественному отбору. Кроме качественной характеристики борьбы за существование в обоих ее аспектах, возможна и количественная ее оценка в виде интенсивности элиминации и напряженности соревнования. Обе эти величины в их относительном значении для разных вариантов совместно определяют эффективность естественного отбора.

3. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

> В переживании благоприятствуемых особей и рас при непрерывно возобновляющейся Борьбе за существование мы видим могущественную и непрерывно действующую форму Отбора. Борьба за существование неизбежно вытекает из размножения в быстро возрастающей геометрической прогрессии, присущего всем органическим существам.
>
> Ч. Дарвин.

> Самое слабое преимущество некоторых особей, обнаруживающееся в известном возрасте или в известное время года и дающее им перевес над теми, с кем они конкурируют, или хотя в ничтожной степени делающее их более приспособленными к окружающим физическим условиям, может со временем склонить чашу весов в их сторону.
>
> Ч. Дарвин.

> Я не усматриваю предела деятельности этой силы, медленно и прекрасно приспособляющей каждую форму к самым сложным жизненным отношениям.
>
> Ч. Дарвин.

Элиминация и отбор. Естественный отбор находится в теснейшей связи с борьбой за существование, так как полностью зависит от ее наличия. Он представляет процесс, диаметрально противоположный элиминации и непосредственно определяемый соревнованием.

В борьбе за существование определенного организма в определенной среде имеется, конечно, прямая пропорциональность между остротой элиминации и интенсивностью естественного отбора. Однако при сравнении разных организмов и разных элиминирующих факторов зависимость имеет иной характер. Дело в том, что элиминация не всегда имеет избирательный характер, а ее интенсивность — прямую связь с этой избирательностью.

При стихийных бедствиях гибель приобретает массовый характер. При систематическом истреблении силами подавляющей мощности смерть отдельной особи также является делом случая. Индивидуальные различия теряют свое значение перед лицом мощных факторов, одинаково несущих гибель для любой особи, случайно попавшей в сферу их действия. Следовательно, и здесь нет прямого отбора (есть лишь косвенный результат выживания части потомства, чисто статистический отбор на плодовитость).

Естественный отбор нередко становится тем более интенсивным, чем более активен организм и чем мягче действует истребляющий фактор. Вредные влияния, заставляющие организм бороться, держащие его лишь под угрозой гибели, имеют в этом смысле максимальное значение. Поэтому именно внутривидовая конкуренция, связанная лишь с нехваткой пищевого материала, оказывается наиболее острой и ведет к наиболее интенсивному отбору. Цифра гибели может быть при этом относительно ничтожной — истощенные особи, возможно, устраняются только от размножения, однако результатом такой конкуренции может быть исключительно интенсивный отбор в потомстве.

Точно так же и при пассивном соревновании наибольшее значение имеют повседневные опасности, связанные с обычными колебаниями в метеорологических условиях, с размножением паразитов и с нападениями обычных хищников, против которых уже выработались и средства защиты. Именно в этих случаях индивидуальные преимущества отдельных особей получают решающее значение, позволяя им бороться с такими неблагоприятными влияниями и спасаться от обычных, не слишком опасных врагов.

Как сказано, естественный отбор прямо противоположен процессу элиминации. Если при индивидуальной элиминации гибнут особи, менее приспособленные к данной обстановке, то выживают и оставляют потомство, т. е. отбираются, наиболее приспособленные. Надо всегда помнить, что это переживание одних особей есть результат истребления других. Естественный отбор не есть выбор положительных особей, а их сохранение в результате гибели отрицательных уклонений, менее приспособленных к жизни при данных условиях. Это имеет существенное значение, так как делает понятным накопление и комбинирование многих безразличных изменений в процессе видообразования. Еще важнее то обстоятельство, что происходит также и накопление самых незначительных положительных изменений, которые сами по себе не могли бы решать вопрос о жизни и смерти особи.

При этом становится излишним введенное Дж. Роменсом (J. Romanes) и затем общепринятое понятие «селекционного значения малых изменений». Именно Роменс, как и многие другие дарвинисты, полагал, что самые малые изменения, не решая вопроса о жизни и смерти особи, не могут быть предметом естественного отбора. Прав был, однако, Дарвин, постоянно подчеркивая значение даже самых малых полезных изменений. Спорить можно только об элиминационном значении малых вредных уклонений в связи с вопросом о возможности и их накопления в популяции, особенно при ослаблении интенсивности элиминации.

В предыдущей главе мы отмечали многообразие форм борьбы за существование, рассмотренной с двух ее сторон (как элиминации, так и соревнования); естественно, что различным формам борьбы за существование соответствуют и различные направления естественного отбора, что частью уже и было отмечено. Разные формы борьбы приводят поэтому к различным и иногда диаметрально противоположным результатам в процессе эволюции.

Так, например, в случае значительной прямой элиминации (случайными физическими факторами и хищниками) идет естественный отбор

на максимальную плодовитость, а в случае интенсивной косвенной элиминации, т. е. конкуренции, естественный отбор получает обратное направление — на малую плодовитость, но одновременно на возможно более полное обеспечение сохранения потомства.

При интенсивной элиминации особей определенного возраста в случае элиминации взрослых идет естественный отбор на увеличение длительности личиночной жизни (многие насекомые), а в случае элиминации личинок или молоди отбор идет на увеличение длительности жизни взрослого организма.

Прямая элиминация физическими факторами, врагами, паразитами связана с естественным отбором наиболее эффективных средств защиты от этих факторов, а косвенная элиминация голодом (при острой пищевой конкуренции) ведет к отбору более действенных орудий нападения и к специализации питания.

Косвенное устранение от размножения (при половой конкуренции) ведет к отбору средств, наиболее обеспечивающих это размножение (половой отбор).

Доказательства эффективности естественного отбора в природных условиях

Прежде всего отметим наблюдения Веттштейна на альпийских лугах. На неиспользованных человеком лугах виды горечавки (*Gentiana*) и некоторые другие растения цветут в течение всего лета. На лугах, подвергавшихся скашиванию, развился сезонный диморфизм — весенняя форма, которая цветет и плодоносит до сенокоса, и летне-осенняя, цветущая после сенокоса. Здесь, очевидно, те особи, которые нормально цвели летом, систематически скашивались человеком, не могли плодоносить и потому остались без потомства. Эти наблюдения были дополнены обстоятельными исследованиями Н. В. Цингера над погремком (*Alectorolophus major* ssp. *montanus*; рис. 107). Исходный вид живет и цветет все лето на нетронутых альпийских лугах. В зависимости от условий покоса вид дифференцировался. В условиях позднего сенокоса образовался рано зацветающий летний вид (*A. aestivalis*). В условиях двух покосов этот вид разбился на два: раннеспелый весенний вид (*A. vernalis*) и позднеспелый летний (*A. polycladus*).

Еще интереснее, что в условиях посевов ржи летняя форма преобразовалась в особую форму, приспособившуюся к этим посевам (*A. apterus*). У этой формы коробочки не раскрываются и семена сами не высыпаются (они требуют обмолота). Крылья, бывшие на семенах исходных форм, редуцировались, и поэтому семена не отвеиваются. Они остаются в урожае ржи, и, следовательно, эта форма превратилась в сорняк. Эволюция сорняка, очевидно, еще не вполне закончена. У этой формы (*A. apterus*) еще сохранились признаки, указывающие на ее происхождение: иногда наблюдаются коробочки со щелью, через которую семена еще могут высыпаться; среди семян часто встречаются (52%), кроме бескрылых, также и семена с узкой оторочкой (рудимент крыльев) и в небольшом числе (12%) — с заметными или даже (1.5%) хорошо развитыми крыльями.

В условиях систематического покоса происходит иногда отбор низкорослых особей растений: так устанавливается, например, низкорослая форма лебеды, не уничтожаемая при кошении.

Интересны и другие исследования Цингера над происхождением сорняков, и в особенности над растениями, обычно засоряющими посевы льна. Льняной рыжик (*Camelina linicola*) близок к яровому рыжику (*C. glabrata*) и, очевидно, произошел от него, отличаясь прежде всего более крупными семенами, которые по весу приближаются к семенам льна. То же самое касается льняной гречихи (*Polygonium linicola*, происходящей от дикой

P. lapathifolium), льняной торицы (*Spergula linicola*, происходящей от обыкновенной *S. vulgaris*), льняного плевела (*Lolium remotum*, происходящего от обыкновенного сорняка яровых посевов *L. temulentum*). Происхождение этих форм связано с бессознательным отбором, так как при отвеивании семян льна всегда оставались самые тяжелые семена этих растений, наиболее приближающиеся по весу к семенам льна.

Новейшие данные, касающиеся происхождения культурных злаков, показывают, что рожь и овес вошли, по-видимому, в культуру пшеницы и ячменя первоначально как сорняки посевов. По мере продвижения культуры на север они все более засоряли посевы, но вместе с тем приобретали и все большее значение, сначала как питательная примесь, а затем и как самостоятельный предмет культивирования и питания. То же самое относится к горчице и некоторым другим культурным растениям.

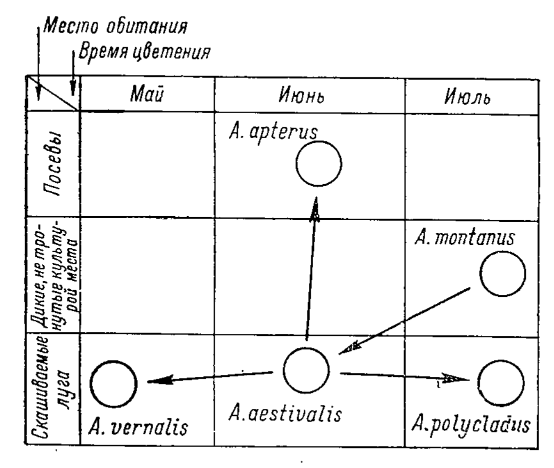


Рис. 107. Схема происхождения подвидов погремка (*Alectorolophus*). (По Н. В. Цингеру).

Экспериментальные исследования А. А. Сапегина выявили эффективность естественного отбора при высевании смеси сортов пшеницы. Наблюдения показали постепенное исчезновение одних сортов, в то время как другие получали из года в год все более значительное преобладание, вытесняя первые. Подобный же эксперимент был затем в большем масштабе проведен в США (Harlan и Martini). На 10 экспериментальных станциях в разных районах страны была высеяна смесь, содержащая равное количество семян 11 различных сортов культурного ячменя (*Hordeum vulgare*). Урожай ежегодно анализировался и вновь высевался для получения следующего урожая. По прошествии 10—12 лет (иногда уже за 4 года) подавляющее число семян оказалось принадлежащим к одному лишь сорту, и притом на разных стациях — различному. Все другие сорта сохранялись в очень небольшом количестве или даже вовсе исчезали из состава урожая. Очень ценны исследования Сукачева, который культивировал различные линии одуванчиков отдельно или совместно в разных условиях. Смертность и плодовитость различных линий в разных условиях посадки были весьма различными. Сходные результаты дали исследования борьбы за существование между биотипами овсяницы *Festuca sulcata*.

Из наблюдений над животными известны биометрические исследования воробьев, погибших в результате бури (H. Bumpus). Большинство погибших и пострадавших оказались в том или ином отношении уклонениями от средней нормы. Следовательно, именно нормальная организация оказалась наиболее устойчивой при несколько большем напряжении сил, которого потребовала внезапно налетевшая буря.

Влияние изменения среды обитания установлено в исследованиях англичанина В. Уелдона (W. Weldon), который в течение ряда лет изучал биометрически крабов (*Carcinus maenas*) в гавани Плимута, где был построен новый мол. Циркуляция воды в бухте ослабла, и вода стала мутной от меловой взвеси, вносимой двумя речками. Было установлено преимущественное переживание особей с более узким головогрудным щитом.

Одновременно показано, что в аквариумах особи с широким головогрудным щитом гибли вследствие засорения жабр меловой взвесью.

А. Чеснола (A. Cesnola) привязывал зеленых и бурых богомолов (*Mantis religiosa*) шелковинками к растениям и наблюдал результаты их истребления птицами. Через 17 дней все особи, находившиеся на подходящей по окраске растительности, оказались в сохранности. 23 зеленых особи, привязанных к бурым частям растений, были уже через 11 дней все уничтожены птицами. Большинство бурых богомолов на зеленых частях были также съедены. Эти наблюдения подтверждены М. М. Беляевым, отметившим, однако, что вороны прекрасно выклавливают богомолов на любом фоне. Это показывает лишний раз, что защитная окраска, как и другие приспособления, не имеет абсолютного значения.

Э. Паультон (E. Poulton) и А. Сандерс (A. Saunders) исследовали истребляемость куколок крапивницы (*Vanessa urticae*), прикрепленных к разным предметам (крапиве, стволам деревьев, заборам, каменным оградам и т. п.). Огромное большинство куколок быстро уничтожалось птицами. Немногие уцелевшие куколки были на крапиве (т. е. на нормальном для этой бабочки субстрате) и отчасти на каменных стенах. Н. В. Дубовский исследовал естественный отбор у ракушковых раков (Ostracoda) в условиях тока воды (сносившей недостаточно цепких особей) и с полной убедительностью показал возникновение приспособлений к жизни в текущей воде у пресноводных и морских представителей этой группы.

Наконец, и опыты с дрозофилой показали, что разные мутации обладают различной жизнеспособностью при разных температурах и что при культивировании в различных условиях естественный отбор идет в разных направлениях и приводит к вполне реальным сдвигам, т. е. к действительному изменению наследственных свойств этой мухи.

Таким образом, и специально поставленными опытами действенность естественного отбора как фактора, меняющего организацию и физиологические свойства вида, полностью доказана.

Из полевых исследований над животными наиболее интересны наблюдения Дж. Гаррисона (J. Harrison) в Йоркширском сосновом лесу. С 1800 г. этот лес был разделен широкой просекой на две части: в одной его части сохранился сосновый лес, а в другой сосна заместилась березой. Состав популяции бабочки *Oporabia autumnata* оказался в 1907 г. в обеих частях леса весьма различным. В сосновом лесу 96% этой бабочки относилось к темной ее разновидности, а 4% — к светлой. В березовом лесу (заменившем сосновый) 85% особей относилось к светлой форме и только 15% — к темной. Изучение крыльев, оставленных птицами и летучими мышами, питавшимися этой бабочкой, показало, что в сосновом лесу среди истребленных особей было более 50% светлых. Таким образом, светлая форма попадалась среди остатков истребленных особей гораздо чаще, чем среди живых. Следовательно, в сосновом лесу отбор действительно еще продолжался в пользу темной разновидности.

Влияние естественного отбора на распространение меланистических вариантов бабочек в индустриальных районах Англии изучено в экспериментах Кетлуелла (H. Kettlewell), который выпустил в сильно запыленный (закопченный) лес близ Бирмингема типичную светлую и две меланистические формы *Biston betularia*. На темных стволах деревьев меланистические формы незаметны для человеческого глаза. Путем прямого наблюдения, а также учета сохранившихся форм (отловом с помощью приманок) показано, что светлая форма вдвое чаще уничтожается птицами, чем темная. Тот же опыт был повторен в Дорсете. В этом случае, наоборот, светлая форма была совершенно незаметна на светлых, покрытых лишайниками стволах деревьев, и птицы уничтожали преимущественно меланистические формы.

Иногда удавалось установить внезапное появление и быстрое распространение новой формы, приспособившейся к условиям, созданным человеком специально для борьбы с ней. Так, Г. Квейл (H. Quayle) описывает борьбу с щитовками (*Aspidiatus aurantii*) — вредителями лимонных деревьев — методом окуривания. В Южной Калифорнии эти меры давали 100% уничтожения вредителя. Однако в 1914 г. в одном саду у города Корона появилась стойкая раса, которая стала распространяться, невзирая на окуривание. То же произошло и с черной щитовкой (*Saissetia aleae*). В 1912 г. она дала в саду близ Чартер Оок стойкую расу, которая к 1925 г. широко расселилась по соседним лимонным плантациям.

Производились также наблюдения над судьбой искусственных популяций мушки дрозофилы в природных условиях. Леритье (Ph. L'Héritiés) и Тесье (G. Teissier) выпускали во фруктовых садах большие популяции, содержавшие различные мутации дрозофилы. Большинство мутаций быстро исчезало. Однако мутация черной окраски (ebony) хотя и уничтожалась отбором в гомозиготном состоянии, имела в гетерозиготах некоторое преимущество перед дикой формой.

Естественный отбор может происходить с различной интенсивностью в разные сезоны и в различные годы и может по сезонам менять направление. Уже старые исследования Р. Томпсона, Дж. Белля и К. Пирсона (R. Thompson, J. Bell a. X. Pearson) над осенней и весенней популяциями обыкновенной осы показали значительное сокращение изменчивости весенней популяции в результате значительной зимней элиминации.

Интересны данные Г. и Э. Фордов (H. Ford, E. Ford), которые наблюдали в течение 13 лет в одной и той же местности обособленную местную популяцию бабочки *Melitaea aurinia*. Кроме того, были использованы более старые материалы любителей, собранные еще за 36 лет до этого (всего 49 лет). Материалы были биометрически обработаны и показали резкое увеличение изменчивости в годы массового размножения и, наоборот, большую однородность популяции в периоды депрессии. Интересно то, что последовательные депрессии были связаны с известными изменениями в признаках, т. е. что форма действительно изменялась каждый раз в результате обострения элиминации.

Меланистические формы хомяка (*Cricetus cricetus*), появившиеся в долине реки Белой, распространяются в лесостепных районах европейской части СССР (по северной границе своего ареала) по направлению на запад (С. В. Кириков). Однако в этом распространении решающую роль играет, очевидно, не сама окраска, а связанные с нею физиологические различия. Это весьма вероятно потому, что гибель различна по сезонам: меланистическая форма достигает максимальной численности осенью, но зимой оказывается менее выносливой и гибнет в большей мере, чем норма (С. М. Гершензон).

Качественные изменения по сезонам были установлены Н. В. Тимофеевым-Ресовским, который изучал близ Берлина популяции божьей коровки (*Adalia bipunctata*), отличающейся резким полиморфизмом по окраске и рисунку надкрылий. К осени наблюдалось заметное увеличение числа особей одной из основных форм; весной установлено заметное увеличение численности другой формы. Следовательно, элиминация и отбор меняли свое направление по сезонам.

Возрастание изменчивости при ослаблении интенсивности элиминации указывает на значение процесса мутирования. Ясно, что в естественных популяциях происходят непрерывно два различных процесса: ненаправленный процесс мутирования и комбинирования, с одной стороны, и направленный процесс естественного отбора, который в разное время может иметь различный характер, — с другой. Значение этих процессов весьма различно.

Мутирование и отбор

Мутирование приводит к беспорядочному накоплению индивидуальных изменений. Скрещивание увеличивает число комбинаций, но в малых популяциях приводит к установлению известной однородности. Случайная элиминация (общая) связана с легкой утерей мутаций. В малых популяциях и это приводит к установлению известной однородности. Избирательная, т. е. индивидуальная, элиминация означает естественный отбор наиболее стойких особей, т. е. наиболее выгодных сочетаний. Таким путем создаются новые виды организмов. Это единственный направленный процесс, ведущий к аккумулятивному образованию новых форм.

Однако эффективность естественного отбора зависит не столько от остроты индивидуальной элиминации, сколько от характера элиминирующих факторов и соответственно от интенсивности соревнования (см. стр. 227—228). Кроме того, она зависит и от частоты мутирования, и от насыщенности популяции различными комбинациями мутаций.

Вопрос о значении темпов мутирования и интенсивности отбора для процессов перестройки генетической природы популяции подвергся усиленной разработке с применением методов математики (G. Hardy, Р. Фишер, Райт, Холден и др.). Здесь нет возможности рассматривать все эти частные вопросы. Приведем лишь некоторые выводы.

Единичная мутация вообще не имеет большой ценности. Если эта мутация строго нейтральна, то уже со второго поколения в популяции могло бы установиться численное равновесие между мутантами и неизмененными особями (равновесие Вайнберга—Гарди). Однако на самом деле даже безвредная мутация, как правило, теряется уже через 1—2 поколения в силу случайностей гибели отдельных особей при общей большой истребляемости. Лишь в особо благоприятных случаях такая мутация может сохраниться в популяции и даже размножиться. Интересно, что значение этого обстоятельства было правильно оценено еще Ч. Дарвином: «. . .пока я не прочел очень умелой и веской статьи в „North British Review“ (1867), я не оценивал вполне, как редко могли удерживаться в потомстве единичные изменения, все равно, слабые или резко выраженные».

Этот теоретически редкий случай практически не имеет никакого значения, так как, строго говоря, нейтральных мутаций не бывает, отдельные мутации обычно утрачиваются, и даже в благоприятных случаях их удельный вес в популяции остается ничтожным.

Для эволюционного процесса имеет, однако, существенное значение то обстоятельство, что сходные мутации возникают повторно, и мы на практике имеем дело не с единичными мутациями, а с процессом повторного мутирования.

В этом случае мы встречаемся с распространением безвредных или почти безвредных, а иногда и определенно неблагоприятных мутаций. Скорость распространения мутантного гена (т. е. гетерозиготной мутации) в популяции зависит, во-первых, от частоты возникновения данной мутации, т. е. от мутационного давления, и, во-вторых, от интенсивности естественного отбора в данных условиях.

Направление мутационного процесса не определяет направления эволюции, так как его интенсивность практически всегда ниже интенсивности естественного отбора в природных условиях. Безусловно неблагоприятные мутации поэтому всегда элиминируются.

Однако скорость эволюции определяется, между прочим, и мутационным давлением. Когда направление этого давления совпадает с направлением естественного отбора (т. е. если мутация имеет положительное значение), то эволюция идет быстро (часто это бывает лишь при регрессивной эволюции). Если мутация является условно или частично благо-

приятной, т. е. может приобрести положительное значение лишь в известных условиях или в известных своих выражениях, то отбор лишь частично совпадает с мутированием. Эволюция идет медленнее и связана с более или менее коренной переработкой форм выражения этой мутации. Если мутация является скорее вредной, то она может накапливаться в популяции вопреки действию естественного отбора, до тех пор пока не наступит известное равновесие между обоими противоположными процессами. В зависимости от величины мутационного давления и интенсивности элиминации мутантов равновесие наступит на различном уровне концентрации мутантных генов в популяции. Уровень максимальной концентрации тем выше, чем больше мутационное давление и чем менее интенсивна элиминация мутации. Предельная концентрация устанавливается на тем более низком уровне, чем ниже мутационное давление и чем интенсивнее элиминация мутантов. При достижении высоких концентраций, когда в популяции появляются гомозиготные мутанты, их элиминация идет гораздо скорее.

В больших популяциях имеется, понятно, больше возможностей для возникновения и сохранения редких мутаций, а следовательно, и для установления максимального количества различных комбинаций. В малых популяциях меньше шансов на возникновение редких мутаций и гораздо больше вероятность их случайной утраты. Соответственно и разнообразие возможных комбинаций меньше, чем в больших популяциях. С другой стороны, большая свобода скрещиваний в больших популяциях делает почти невозможным размножение удачной комбинации. Между тем в малых популяциях, хотя удачные комбинации возникают реже, они легче могут быть зафиксированы вследствие частоты родственных скрещиваний.

Таким образом, как в больших, так и в малых популяциях условия для эволюции не вполне благоприятны: в малых популяциях слишком мало шансов на возникновение благоприятной комбинации, а в больших популяциях слишком мало шансов для ее сохранения. В лучшем положении находятся популяции средних размеров. С другой стороны, еще выгоднее положение средних и малых популяций при отсутствии полной изоляции. Постоянный обмен мигрантами увеличивает возможность комбинирования, а частичная изоляция допускает возможность фиксирования удачных комбинаций. То же самое относится и к действию естественного отбора. Его возможности наиболее велики в больших популяциях. В малых популяциях роль естественного отбора ограничивается и до некоторой степени подавляется случайными явлениями. Учитывая возможности сохранения и размножения удачных комбинаций, приходится признать, что условия для естественного отбора и эволюции наиболее благоприятны в полуизолированных локальных популяциях среднего и даже малого размера, если они достаточно свободно обмениваются мигрантами. В этом случае происходит совмещение благоприятных условий для эволюции: создание новых комбинаций в результате обмена мигрантами, их фиксирование при родственном размножении в популяции и их отбор, особенно жесткий во время самой миграции.

Однако размеры популяции не есть нечто постоянное. Численность популяции обнаруживает как случайные, так и периодические колебания. В странах с умеренным климатом вполне благоприятен для жизни и размножения только весенне-летний сезон. Поэтому численность популяций большинства животных достигает своей максимальной величины к осени. Зима несет большинству животных гибель не только вследствие низких температур, но и вследствие резкого сокращения растительных ресурсов питания. Кроме сезонных изменений условий существования (которые имеются и в тропических странах), есть и многие другие источники колебаний численности (в колебаниях климата, в размножении хищников и

паразитов, в распространении болезней при известной плотности населения и т. п.). Периодическое расширение и сжатие популяций («волны жизни» Четверикова, или популяционные волны) создает оптимальные условия для быстрой эволюции. Во время экспансии, что указывает на благоприятные условия для жизни и размножения, «давление» естественного отбора уменьшается и происходит свободное накопление мутаций и их многообразное комбинирование. Наследственная изменчивость особей данной популяции достигает своего максимума. Во время следующего затем периода менее благоприятных условий существования острота естественного отбора резко возрастает. Гибнет огромное число особей и — в среднем, конечно, — большинство не совсем удачных комбинаций. Популяция сохраняется только в виде изолированных островков в локально более благоприятных условиях, в которых та или иная комбинация оказалась наиболее жизнеспособной. Переживание в малых изолированных популяциях создает условия для фиксирования удачных комбинаций в результате родственных скрещиваний. Новая экспансия ведет к размножению таких локальных форм, к их испытанию на больших пространствах, к соревнованию с другими пережившими формами и к их сравнительной оценке. Новое накопление мутаций и комбинирование создает на фоне этих форм дальнейшие варианты, которые вновь подвергаются жесткому отбору в течение следующего периода сжатия популяции.

Так в результате периодических колебаний численности совмещаются благоприятные условия для мутирования и отбора в больших популяциях, для возникновения новых комбинаций в больших популяциях и для их фиксирования в малых. Совмещается также возможность размножения переживших форм в период расширения популяции при малой интенсивности естественного отбора и строгая оценка новых комбинаций при жестком отборе в период сжатия популяции.

В заключение напомним основной вывод, что в результате обычно противоречивых процессов — мутирования и естественного отбора — в любой популяции происходит накопление огромного числа мутаций в гетерозиготном состоянии. Этот резерв наследственной изменчивости поддерживает пластичность вида и легко мобилизуется при любых изменениях внешней среды. Некоторая степень доминантности является условием возможности положительной оценки гетерозиготной мутации, хотя бы в известной частной обстановке. Большое значение для прогрессивной эволюции имеют поэтому полудоминантные мутации с изменчивым выражением и такие же мутации с неполным проявлением. Первые могут послужить материалом для отбора форм адаптивного реагирования на внешние факторы, т. е. для выработки модификационного полиморфизма. Вторые могут послужить основой для установления генетического полиморфизма (т. е. гетероморфизма; см. гл. II, 3) соответственно многообразию локальных или сезонных условий существования. Исследования генетического состава естественных популяций показали действительно большую их насыщенность многими мутациями. Отсюда большая подвижность, мобильность наследственной структуры популяций, а следовательно, и их особей.

Всякое изменение условий внешней среды означает изменение установившихся соотношений. В связи с этим и естественный отбор принимает иное направление. Некоторые мутации, которые раньше были безразличными (обезвреженными, скрытыми) или даже условно или частично вредными, оказываются в новых условиях полезными. Они быстро выявляются в составе мобилизационного резерва (в результате новых перекомбинаций; см. гл. II, 3), переходят в гомозиготное состояние и распространяются во всей популяции. Облик всей популяции меняется соответственно новым условиям среды. Взаимоотношения между организмом и средой становятся

иными. В результате изменения направления естественного отбора меняются строение и реакции всех особей данной популяции. Признаки и функции организма все более приспособляются к новым условиям внешней среды. Таким образом, происходит эволюция известной группы организмов (экотипа, подвида, вида).

Формы естественного отбора

Существование многообразных путей эволюции ставит вопрос и о факторах, определяющих это многообразие, и прежде всего о формах естественного отбора. Различными оказываются не только направления естественного отбора, но до известной степени и сам механизм отбора. В прошлом было сделано довольно много попыток классификации форм естественного отбора. В основу классификации ставились различные принципы.

В классическом дарвинизме все внимание фиксировалось на индивидуальном организме, на приспособленности его строения и функций к определенной жизненной обстановке. Соответственно различают и разные формы естественного отбора, ведущие к частным приспособлениям, связанным с разными формами жизнедеятельности — способом питания, средствами активной и пассивной защиты, способами размножения и заботы о потомстве, плодовитостью. Можно говорить о прямом и косвенном отборе, об активном и пассивном. Можно выделить отбор, ведущий к более широкой адаптации или к узкой специализации, к общему повышению организации или к морфофизиологическому регрессу. Наконец, различают индивидуальный, половой, семейный, колониальный отбор и многие другие формы отбора (J. Gulick, Плате и др.).

В генетической теории естественного отбора внимание перенесено на структуру популяции и всего вида в целом. Соответственно различают формы естественного отбора, меняющие определенным образом эту структуру: отбор, вызывающий сдвиг вариационной кривой в определенном направлении; отбор, расширяющий границы изменчивости популяции; отбор, разрывающий популяцию на части или, наконец, сокращающий изменчивость и повышающий устойчивость популяции (Симпсон, K. Mather). Все эти формы естественного отбора имеют свое значение. При многообразии путей эволюционного процесса возможны и многие другие расчленения.

Наиболее правильным подразделением, учитывающим не только разные результаты, но характеризующим и различный механизм естественного отбора, было давнее, но забытое разделение, предложенное Гуликом, на «balanced» и «unbalanced» selection, которое имело несколько формальный характер, но в настоящее время может быть обосновано гораздо полнее и проанализировано глубже в своем значении. Сами термины Гулика, однако, мало выразительны. Вместо термина «balanced selection» теперь уже входит во всеобщее употребление термин «стабилизирующий отбор», а взамен «unbalanced selection» можно принять термин «движущий отбор».

Стабилизирующая форма отбора — это отбор в пользу установившейся нормы при элиминации всех заметных уклонений от этой нормы.

Движущая форма отбора представляет отбор некоторых уклонений от установившейся ранее нормы, идущий при элиминации представителей прежней нормы.

При феногенетическом подходе к такому разделению внимание концентрируется на наследственных свойствах организма, и в особенности на формах реагирования как основе индивидуального развития организма

(И. И. Шмальгаузен, C. Waddington). Указанный подход охватывает и предыдущие, так как строение и функции организма всегда реализуются лишь в процессах индивидуального развития, а изменение последнего, как и вся эволюция вообще, покоится на изменениях генетической структуры отдельных популяций и всего вида в целом.

Движущая форма естественного отбора. Движущая форма естественного отбора реализуется на основе селекционного преимущества некоторых вариантов перед представителями средней нормы, установившейся в прежних условиях существования данной популяции. Это — обычный результат изменений в экологических условиях и биоценотических соотношениях, при которых установившийся механизм индивидуального развития и его результат, т. е. вся организация вместе со всеми ее реакциями, теряет свою приспособленность. Преимущество получают некоторые наследственные уклонения, которые в новых условиях существования оказываются более подходящими. Отбор уклонений в некотором поощряемом направлении и элиминация вариантов, которые раньше еще входили в состав средней нормы, вызывают сдвиг вариационной кривой в одном или в нескольких направлениях. Это — типичная форма естественного отбора Дарвина, ведущая через суммирование и интеграцию наследственных изменений в онтогенезе к изменению организации и возникновению новых приспособлений. Таким образом, происходит непрерывное приспособление организма на всех стадиях его развития к меняющимся условиям существования. Все приведенные выше примеры действия естественного отбора в природе (см. гл. III, 3) относятся к этой классической форме отбора, и только наблюдения Бумпуса относятся к стабилизирующей форме.

В основе движущей формы естественного отбора лежит, следовательно, изменение положения популяции в биогеоценозе, при котором одни варианты приобретают некоторое преимущество, а другие, наоборот, попадают в менее благоприятное положение. Естественный отбор более подходящих вариантов и элиминация вариантов, утративших свои преимущества, приводят к изменению генетической структуры популяции, к изменению нормы реакций средней особи, а следовательно — к изменению индивидуального развития и преобразованию всей организации.

Стабилизирующая форма естественного отбора. Стабилизирующая форма естественного отбора реализуется на основе селекционного преимущества представителей средней нормы перед всеми уклонениями от этой нормы. Эта форма естественного отбора явно проявляет свое действие при установившихся экологических условиях и биоценотических соотношениях. Она означает наличие известного равновесия между популяцией и внешней средой. Такое равновесие обычно не бывает длительным. Оно характеризует лишь данный исторический момент или, точнее, данный дифференциал времени. Однако история всегда строится на основе соотношений, сложившихся в каждый предшествующий момент. Поддержание установившихся сложных взаимоотношений между элементами и факторами биогеоценоза является условием для нормального осуществления жизненных функций и успешного размножения особей любой популяции, входящей в состав данного биогеоценоза. Именно поддержание этих соотношений на известном уровне является вместе с тем и основой для дальнейшей эволюции.

Стабилизирующая форма естественного отбора поддерживает установившееся «нормальное» строение и жизненные функции организма, его приспособленность на всех стадиях развития к данным условиям существования и обеспечивает установление оптимальной жизнеспособности и плодовитости. Можно было бы говорить о «консервирующей» роли естественного отбора (как об этом говорил и Дарвин) в установившихся условиях существования.

Основное значение стабилизирующей формы отбора, однако, не в этом. Как показывает наименование, эта форма естественного отбора ведет к стабилизации органических систем — организмов как особей (фенотипов) и популяций скрещивающихся между собой особей (генетических систем). Под устойчивостью (стабильностью) организации особи мы понимаем малую зависимость процессов индивидуального развития, а также основных жизненных процессов, как от случайных изменений во внешних факторах, так и от небольших наследственных изменений, т. е. малых мутаций. Механизм действия стабилизирующего отбора несложен (рис. 108). В процессе отбора нормальных особей происходит элиминация всех вредных уклонений и вместе с тем **постоянное накопление всех тех мутаций, фенотипическое выражение которых укладывается в пределах нормы**, не нарушая ее приспособленности, жизнеспособности и плодовитости. Само собой разумеется, что постоянная элиминация крайних вариантов ведет к уменьшению изменчивости, т. е. к сужению вариационной кривой (и поднятию ее вершины — эксцесс). Среди крайних вариантов имеются как наследственные уклонения, так и модификационные. Элиминация первых может вести к некоторому уменьшению генетического многообразия в строении популяции. Во всяком случае она означает либо устранение мутаций, обладающих заметным фенотипическим (морфологическим или физиологическим) выражением в гетерозиготе, либо подавление этого выражения вследствие отбора соответствующих комбинаций (см. гл. II, 3). В этом случае говорят о стабилизации генетической структуры популяции (или о нормализации).

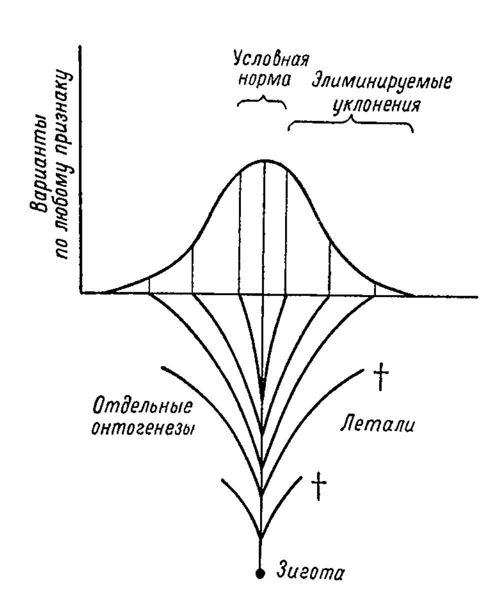


Рис. 108. Схема стабилизирующего отбора.

Уклонения в онтогенетическом развитии, ведущие к образованию крайних вариантов, элиминируются. Сохраняются и свободно накапливаются лишь варианты, находящиеся в пределах нормы.

Генетическая природа процессов стабилизации популяций может быть различной в зависимости от характера размножения и индивидуального развития особей. Если регуляторные механизмы слабо развиты и мутации имеют в большинстве случаев явное выражение, то они обычно элиминируются, и популяция становится генетически более однородной. Особи оказываются гомозиготными по большинству генов. В этом случае стабилизирующий отбор ведет к утрате эволюционной пластичности — к иммобилизации вида. Такая иммобилизация должна выражаться в наиболее резкой форме в малых популяциях, живущих в весьма специализированных условиях. В большинстве случаев, однако, регуляторные механизмы достаточно развиты, и чем выше они развиты, тем в большей мере возможно накопление мутаций в скрытом виде и поддержание мобильности вида при его фенотипической однородности.

Крайние варианты могут отличаться от средней нормы, однако, не только по своим наследственным свойствам. Это могут быть и фенотипические уклонения, вызванные действием внешних факторов. Постоянная элиминация таких модификантов неизбежно приведет к сужению нормы реагирования на случайные внешние факторы. Отбираться будут нормальные особи, которые не реагируют с такой легкостью на случайные уклонения во внешних факторах, т. е. особи с более стабильным механизмом индивидуального развития. Стабилизация индивидуального развития означает, следовательно, некоторую независимость от изменений во внешних факторах, т. е. известную степень автономности. Аппарат индивидуального развития оснащается регуляторными механизмами, обеспечивающими развитие нормального фенотипа и при уклоняющихся условиях развития. Если, однако, особи данной популяции мало реагируют на случайные внешние факторы, если они имеют нормальное строение и характеризуются вполне нормальной жизнедеятельностью, то это означает также и нормализацию популяции. Как видно, оба эффекта стабилизирующего отбора, в сущности, неотделимы друг от друга. В первом случае стабилизируется генетическая структура популяции (и вида в целом), во втором случае стабилизируется механизм индивидуального развития. Однако и автономизация индивидуального развития осуществляется путем перестройки его наследственной основы. Последняя является, конечно, неотъемлемой частью генетической структуры популяции. В обоих случаях стабилизация сопровождается прогрессивным развитием регулирующих (гомеостатических, см. гл. X, 5) механизмов, поддерживающих устойчивость основных биологических систем — популяции и вида, с одной стороны, и развивающейся особи — с другой.

Стабильность, следовательно, вовсе не означает неподвижности системы. Наоборот, это — характерное для организмов сочетание некоторого постоянства внешней формы и жизненных проявлений с большой потенциальной пластичностью.

Развитие регуляторных систем имеет огромное значение в эволюции, до сих пор еще недостаточно оцененное. Регуляторное развитие допускает накопление большого числа мутаций в скрытом виде, т. е. в гетерозиготном состоянии. Большинство особей любой не слишком малой панмиктической популяции оказывается гетерозиготным по многим генам. Поэтому и стабилизирующий отбор имеет дело с гетерозиготными особями, и это ведет к дальнейшей стабилизации индивидуального развития именно у гетерозиготных особей. В особенности большие популяции, обладая огромным резервом наследственной изменчивости, характеризуются и большой эволюционной пластичностью (мобильностью). **Гетерозиготное состояние** по многим генам обеспечивает оптимальные условия для возможности быстрой эволюции. Оно объединяет **максимальную стабильность индивидуального развития**, а следовательно, и организации зрелой особи, с **максимальной генетической мобильностью популяции**.

Устойчивость гетерозиготы означает, конечно, отсутствие неблагоприятных выражений наличных мутаций, т. е. их рецессивность, но вместе с тем и возможное доминирование тех же мутаций в их положительных выражениях. Такое изменение выражения мутаций создается путем комбинирования многих малых мутаций под руководящим влиянием стабилизирующего отбора, т. е. в данном случае отбора в пользу установившейся гетерозиготной нормы (об эволюции доминантности и рецессивности мутаций см. гл. II, 3). Оно может вести и к тому, что гетерозиготная мутация окажется более устойчивой и жизнеспособной, чем каждая из гомозигот (т. е. как мутация, так и прежняя норма). Это явление сверхдоминирования является также результатом действия стабилизирующего отбора по гетерозиготам. Ко всему этому мы в дальнейшем еще вернемся (гл. III, 4 и X, 5). Здесь, однако, остановимся только на одном побочном

результате стабилизирующего отбора, касающемся в основном организмов, обладающих большой индивидуальной приспособляемостью.

Если при быстром изменении внешней среды организмы не могут приспособиться к новым условиям, то они могут полностью вымереть. Если же они обладают способностью к индивидуальному приспособлению, то вся масса особей данного вида, попавшая в эти измененные условия, может в сравнительно короткий срок преобразоваться.

Таким образом, способность к приспособительной модификации, определяя переживание вида в измененных условиях, приобретает большое значение в процессе эволюции.

Способность к адаптивным модификациям у различных организмов весьма различна. Как правило, она бывает более значительной у растений (рис. 109). В некоторых случаях она выражается в виде ясного полиморфизма, как мы это видели на многих примерах амфибиотических растений, растений горных стран и т. д. В случае наличия такого полиморфизма в организме вполне подготовлена почва для быстрой его перестройки при изменении условий среды в определенных направлениях. Форма, которая раньше играла второстепенную роль, может стать главной и, наоборот, — прежняя главная форма может в новой среде совершенно потерять свое значение. Амфибиотическое растение может при смене климата на более сухой и сопутствующем высыхании водоемов превратиться в вполне наземное, а водная форма фактически исчезает. Такая смена адаптивных норм может произойти с относительно очень большой скоростью.

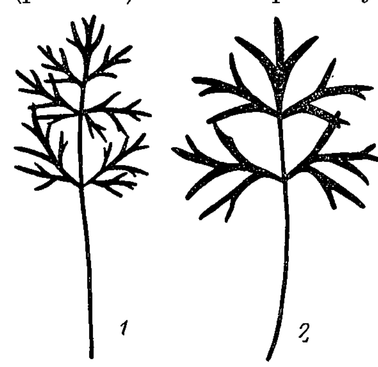


Рис. 109. Теневая (*1*) и световая (*2*) модификации листьев у одной особи прострела (*Anemone pulsatilla*). (По Циммерману).

Во всех случаях образования новых форм путем индивидуального приспособления такие ненаследственные изменения с течением времени постепенно становятся наследственными. Если эти изменения и возникают как модификационные, они все же ведут и к изменениям генотипа. Наследственная основа организации всегда перестраивается.

Перестройка генотипа выражается прежде всего в утрате тех реакций, которые в новых условиях среды потеряли свое прежнее значение. Однако она всегда дополняется и новыми приобретениями в процессе естественного отбора, которые имеют особое значение в новых условиях существования.

Растение, акклиматизировавшееся в горах, образует горную модификацию (рис. 110).

При длительной жизни в этих условиях горная форма теряет способность образовывать долинную модификацию. Однако наследственные изменения не ограничиваются при этом одними лишь регрессивными явлениями — утерей ненужных более реакций. Происходит и приобретение новых свойств, полезных в условиях горного климата, например развивается обильное опушение.

Растение при засухе нередко теряет листья (рис. 111), и это можно рассматривать как приспособление, предохраняющее растение от чрезмерного испарения. В этом случае растение начинает ассимилировать черешками и зелеными стеблями. Если растение прочно оседает в засушливой местности, то оно может и вообще потерять способность развивать листья (даже во влажной среде). Такое ксерофитное растение отличается, однако, не только утерей листьев. В процессе эволюции черешки и стебли

совершенствуются в способности к ассимиляции и превращаются в листоподобные органы — филлодии и филлокладии (рис. 112).

Такие изменения наследственных свойств организма, при которых признаки, бывшие раньше лишь модификациями, становятся нормой, развивающейся независимо от тех факторов, которые вызвали к жизни данные модификации, постоянно приводятся в доказательство правильности



Рис. 110. Высокогорная модификация (*1*) и долинная форма (*2*) одуванчика, полученные от одной особи в условиях экспериментальной посадки ($^2/_5$ нат. вел.); *3* — горная модификация (нат. вел.).

положений ламаркизма. Это большая группа фактов, известных как явления «параллелизма» ненаследственных и наследственных изменений. Дарвинисты, к сожалению, обращали на эти явления слишком мало внимания. Это приводило к недооценке значения модификационных изменений в процессе эволюции. На самом деле все эти факты прекрасно объясняются с точки зрения теории Дарвина и не дают никакой почвы для выводов ламаркистов. Приводим некоторые факты параллелизма ненаследственных и наследственных изменений.

Эти факты очень интересны и заслуживают самого серьезного внимания; однако у нас нет никаких оснований разрешать их в плоскости ламаркистских представлений.

Модификации, развивающиеся в онтогенезе	Стойкие признаки организации, приобретенные в филогенезе
1. В холодном климате севера или высоких гор многие растения приобретают карликовый рост.	1. В тундре и в горах местная растительность характеризуется карликовым ростом, который нередко сохраняется и при культивировании в теплом климате долин.
2. При засухе многие растения сбрасывают листья и тогда ассимилируют зелеными тканями черешков и стеблей.	2. Ксерофитные растения часто вовсе лишены листьев и ассимилируют стеблями, филлодиями или филлокладиями, которые развиваются и при культуре во влажном воздухе.
3. Растение яровой рыжик (*Camelina glabrata*) среди посевов льна принимает общий вид льняного рыжика (*C. linicola*).	3. Растение льняной рыжик произошло от ярового рыжика, произраставшего среди посевов льна. Его признаки устойчивы.
4. Под влиянием пониженной температуры у крыс и мышей укорачиваются ноги, уши и хвосты, а шерсть становится длиннее.	4. Грызуны холодных стран отличаются короткими ушами и хвостами, но длинной шерстью.
5. Высокая температура и влажность вызывают у птиц усиление пигментации и усиление металлических отливов.	5. Почти вся фауна тропиков сильнее пигментирована. В пределах одного вида или рода тропические формы ярче и часто имеют металлический блеск.
6. Цыплята, выращенные при низкой температуре, имеют больший вес, большее сердце, короткое тело, короткие ноги и хвост.	6. Птицы, сравниваемые в пределах одной группы, на севере крупнее (правило Бергмана) и обладают более короткими ногами и хвостом (правило Аллена).
7. При трении на коже птиц и млекопитающих развиваются мозоли.	7. У свиньи бородавочника (*Phacochoerus*), ползающей при рытье земли на кистевом суставе, развиваются мозоли еще у зародыша. У человека кожа подошв также толще уже у зародыша.

Образование признака или его модификации в индивидуальном развитии (в онтогенезе) — процесс принципиально иной, чем возникновение или изменение признака в истории какого-либо организма (в филогенезе). Факторы развития в обоих случаях разные. У зародыша развитие признаков организма определяется внутренними (наследственными) факторами во взаимодействии с нормальными факторами внешней среды. При изменении последних индивидуальное развитие в большей или меньшей степени модифицируется. Модификации определяются, конечно, наследственными факторами, но не однозначно: в своем конкретном оформлении они зависят от наличия известных факторов внешней среды. Конкретные модификации связаны с этими факторами, которые могут быть в наличии, а могут и не быть. Так как от этого зависит реализация данной определенной модификации, то мы считаем ее ненаследственной (хотя сама основа, определяющая возможность ее развития, — несомненно наследственна). Изменения, характеризующие названные горные или северные формы, льняной рыжик, ксерофит или свинью бородавочника, определяются в своем развитии вполне однозначно внутренними (наследственными) факторами. Поэтому мы их называем наследственными.



Рис. 111. Ветвь ракитника (*Cytisus* sp.) — ксерофитного кустарника с прутообразными зелеными ветками, утратившими свои листья в условиях засушливого климата.

Иногда наследственные особенности реализуются только при наличии определенного внешнего фактора. Это — зависимое развитие признака.

В других случаях требуются лишь общие условия, делающие процессы нормального развития вообще возможными. В пределах нормальных условий среды признаки организма развиваются независимо от тех или иных факторов этой среды. Изменения последних могут приостановить развитие, могут его грубо нарушить, но колебания их интенсивности в известных пределах нормы не изменяют заметно признаков организации. Последние развиваются автономно.

Интересно отметить, что во многих случаях зависимого развития нормальные морфогенетические реакции организма вызываются вовсе не теми факторами среды, к которым они приспособлены (стр. 120). Развитие водных листьев амфибиотических растений определяет часто не водная среда и даже не влажность, а недостаток света. Объяснение подобных фактов представляет особые трудности для ламаркизма.

Для дарвиновской концепции в этом нет никаких трудностей. В процессе эволюции происходит широкая замена одних факторов развития другими. Внешние факторы, вызывающие (вместе с внутренними) известную модификацию, могут в процессе эволюции быть заменены другими внешними факторами, которые в этой же среде будут вызывать ту же модификацию (развитие ксерофитных листьев может определяться первоначально недостатком влажности, затем избытком света и преобладанием ассимиляции). Еще большее значение имеет для нас то обстоятельство, что в процессе эволюции происходит в большом масштабе замена внешних факторов внутренними. Тогда зависимое от внешних факторов развитие превращается в автономное. Если такая замена факторов развития касается изменения организма, т. е. конкретной его модификации, то происходит преобразование ненаследственного изменения в наследственное. Иногда для обозначения процесса этого преобразования употребляют термин «автономизация развития».

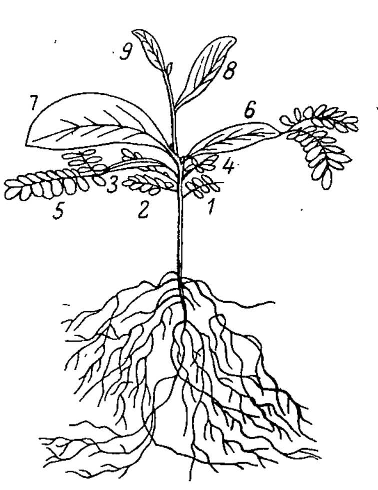


Рис. 112. Молодое растение акации (*Acacia pycnantha*).

1—4 — первичные перистосложные листья; 5, 6 — переходные листья с расширенными черешками; 7—9 — филлодии.

В чем же состоит процесс наследственного фиксирования модификационных изменений с точки зрения дарвиновской теории естественного отбора? Как и во всей эволюции, мы имеем здесь наличие двух основных процессов: утерю наследственной базы для тех реакций (и, следовательно, признаков), которые потеряли свое значение, и, с другой стороны, приобретение новой наследственной базы для тех реакций (а следовательно, и признаков), которые оказываются в новых условиях полезными для организма.

Утеря реакций, которые в новых условиях оказываются ненужными, происходит в результате бесконтрольного накопления мутаций, разрушающих наследственную основу этих реакций. Если известный признак потерял свое значение или реакция просто не имеет условий для своей реализации, то мутации, меняющие эти реакции, не отражаются на жизнеспособности организма. Поэтому все такие мутации не элиминируются, а накапливаются в разнообразных направлениях. Беспорядочное накопление мутаций приводит к разрушению механизма осуществления реакции или развития признака. Соответственно многие горные растения утратили способность давать долинную модификацию.

Автономизация тех реакций, которые в новых условиях приобретают значение постоянных адаптаций, заключается в замене внешних факторов развития внутренними и означает приобретение новой, более сложной наследственной основы. Это происходит в результате естественного отбора мутаций, не выходящих за пределы приспособленной (модифицированной) организации.

Таким образом, у типичных горных растений горная форма развивается и без условий ночного охлаждения, большой инсоляции и сухости.

В рассматриваемых нами случаях «фиксирования» модификаций происходит накопление мутаций, укладывающихся в пределах уже осуществленной приспособительной модификации. Мутации эти, следовательно, частично сходны с модификацией, но их развитие осуществляется внутренними факторами. Накопление таких мутаций означает создание наследственной основы для автономной реализации того же фенотипа или во всяком случае фенотипа, сходного с данной конкретной модификацией. Новая форма будет в условиях значительных случайных колебаний в факторах внешней среды обладать преимуществом большей устойчивости. И это может быть результатом простой элиминации всех вредных уклонений. Если организм легко реагирует даже на кратковременные изменения в некоторых факторах (температура, освещение, влажность и т. д.), то эти реакции, будучи даже приспособительными, могут оказаться в конечном счете крайне вредными, как только изменение прекратится и восстановятся нормальные условия внешней среды. Если такие «слишком поспешные» или «ошибочные» реакции окажутся гибельными и такие организмы будут элиминироваться, то это и приведет к тому, что будут переживать и отбираться менее чувствительные организмы, не реагирующие с такой легкостью. Это и означает автономизацию развития.

В процессе стабилизирующего отбора происходит непрерывная перестройка генотипа, которая на глаз не улавливается, но приводит к коренному преобразованию механизма индивидуального развития. Получается кажущаяся фиксация модификации, а в самом деле вытеснение ненаследственного (лабильного) изменения комбинацией наследственных (стабильных) изменений.

Можно было бы дать много примеров стабилизации форм в процессе эволюции, кроме приведенных выше (стр. 242). Факты постоянного обезвреживания мутаций, ведущего, между прочим, к эволюции рецессивности мутаций (стр. 185) и к доминированию установившейся уже нормы, следует рассматривать в той же плоскости стабилизации форм, и механизм этого процесса идентичен с только что разобранным.

Некоторые факты вряд ли могли бы получить объяснение, если не учитывать механизма действия стабилизирующего отбора. Рассмотрим более детально лишь один пример.

Известно, что при засухе листья кустарников и даже деревьев вянут и опадают. В жарких странах нередко происходит вполне закономерный листопад в засушливое время года. Такой листопад является приспособлением, предохраняющим растение от потери воды при транспирации через листья и при невозможности пополнения ее запаса через корневую систему. При экспериментальном удалении листьев у многих растений (сирень, роза, белая акация и др.) сильно увеличивается число хлорофилловых зерен в ассимиляционных тканях стеблей и черешков листьев, а также происходит и новообразование хлоропластов в нижележащих слоях клеток. Разрастается палисадная ткань, и увеличивается число устьиц. Усиление ассимиляции в черешках и стеблях доказано экспериментально. В этом мы видим компенсаторный процесс приспособительного характера. Он приобретает особое значение у растений засушливых местностей, сбрасывающих нередко листья во время засухи.

Сбрасывание листьев может оставлять растение безлистным на длительный период вегетации. Ксерофитное растение может в молодом возрасте развивать листья, а затем их окончательно терять (многие акации). Некоторые кустарники напоминают тогда безлистную метлу. Таковы многие санталовые и мотыльковые, как например ракитник (*Cytisus*; рис. 111), бобровник (*Spartium*). Ассимилирующая ткань под кожицей стеблей обладает сильно редуцированными межклетниками. Устьица многочисленны, но малы и погружены. Здесь адаптивная модификация приобрела уже постоянный характер. В процессе дальнейшей эволюции побеги иногда расширяются и образуют листообразные ветки — филлокладии (например, иглицы — *Ruscus hypoglossum* и *R. aculeatus*). У других растений расширяются не стебли, а черешки сбрасываемых листьев — филлодии (особенно у акаций). У *Acacia heterophylla* в нормальном онтогенезе развиваются филлодии и после этого опадают листья. Сбрасывание листьев и развитие филлодиев определяются уже автономно, т. е. внутренними факторами развития, а не засухой и компенсационной модификацией, связанной с отсутствием листьев.

Таким образом, в процессе эволюции создается не очень понятная замена листьев другими, сходными образованиями, несущими ту же функцию. Казалось бы, как это происходит у других растений, сами листья могли бы приспособиться к условиям засухи.

В данном случае этот своеобразный путь эволюции объясним только как результат обусловленного засухой периодического листопада с последующими компенсационными явлениями. Здесь именно адаптивная модификация тканей стеблей и черешков имела ведущее значение в процессе дальнейшей эволюции. Эта модификация приобрела в засушливой местности значение постоянного, т. е. стабильного, признака организации, развивающегося и без засухи. Очевидно, это произошло через механизм стабилизирующего отбора. В процессе прямого отбора была затем приобретена листообразная форма новых органов, более приспособленных к ограниченной транспирации в сухой местности, чем прежние листья.

Если мы здесь подчеркивали значение приспособительных модификаций, то сейчас же нужно сделать и оговорку, что далеко не всегда путь эволюции идет через индивидуальное приспособление. Для многих организмов последнее вобще не играет сколько-нибудь заметной роли (насекомые). Кроме того, и это особенно важно, сама способность к приспособительным модификациям создается только в процессе естественного отбора наиболее выгодных для организма форм реагирования. Естественный отбор остается все же основным, хотя и не единственным фактором эволюции.

На почве приспособительных модификаций могут, однако, возникнуть и новые дифференцировки (как мы и видели на примере эволюции филлодиев и филлокладиев). На основе общей унаследованной способности к приспособительной реакции возможно установление и затем закрепление конкретных частных реакций, ведущих к развитию новых признаков. Общая способность мышц усиливаться при тренировке может быть реализована на некоторых конкретных мышцах, а это может быть связано со значительными преобразованиями конечностей или других органов. Изменение нагрузки известных костей способно привести к конкретной их перестройке. Точно так же могут усилиться и определенные нервные центры на базе общей способности нервной ткани к функциональной гипертрофии (во время развития). Также и образование мозолей совершается на базе общей способности кожи к такой реакции, но может привести к развитию совершенно нового признака (мозоли бородавочника). Через стабилизирующий отбор такие новые дифференцировки могут стать

стойкими наследственными образованиями (с автономным развитием). Так, например, типичная «функциональная» структура трубчатых костей конечностей млекопитающих перестраивается при изменении нормальной нагрузки, но у зародыша она развивается еще до появления какой-либо функциональной нагрузки.

В этом видно непосредственное дифференцирующее значение соотношений организма со средой, которые через разделение и перераспределение функций приводят к прогрессивному расчленению организма и к усложнению его строения.

Таким образом, способность к адаптивным модификациям, т. е. к индивидуальному приспособлению, возникая в процессе естественного отбора наиболее благоприятных форм реагирования, сама становится фактором дальнейшей дифференцировки, т. е. усложнения организации, которое принимает затем более устойчивые формы через процесс стабилизирующего отбора.

В некоторых случаях, по-видимому, стабилизация модификационных изменений приобретает еще большее значение для дальнейшей эволюции. Когда организм попадает в необычные для него условия среды, то он иногда просто недоразвивается. Это в особенности характерно для растений, требующих для своего полного развития и созревания определенных условий температуры и влажности, а также определенных доз света. Отсутствие во внешней среде необходимых условий для индивидуального развития приводит часто к выпадению цветения в чуждом климате, а у животных — к отсутствию полового созревания. В отличие от животных растение может еще перейти к вегетативному размножению и все же распространиться.

В других случаях явления недоразвития не столь резко выражены и не препятствуют половому размножению. Иногда даже, наоборот, неблагоприятные условия способствуют ускоренному созреванию еще недоразвитого организма. Многие наземные растения, попадая в воду, не гибнут в ней, а продолжают расти, хотя и недоразвиваются. Сходные изменения наблюдаются и у некоторых животных. Морская мизида, *Mysis oculata*, попадая в опресненную воду, уменьшается в размерах и приближается к пресноводной *M. relicta*. Соленоводный жаброног *Artemia salina* может жить и размножаться как в менее, так и в более соленой воде, приближающейся к насыщению. Однако в обоих случаях он модифицируется, изменяясь именно в сторону общего недоразвития — размеры рачка сильно уменьшаются, последние членики брюшка и фурка сохраняют личиночное строение (рис. 86). Полное развитие достигается только при оптимуме солености. Паразитирующий в мочевом пузыре лягушки *Polystomum integerrimum* развивается и достигает половой зрелости в течение 3 лет. Если, однако, его личинка попадает в молодого головастика лягушки, он остается в его жаберной полости и созревает в течение нескольких недель. Такая быстро созревшая форма червя отличается недоразвитием целого ряда органов и весьма сходна с другим видом — *Polystomum ocellatum*, который и произошел, по-видимому, из такой неотеничной формы.

Наиболее известный пример недоразвития в уклоняющихся условиях существования — неотения, наблюдающаяся у многих амфибий и выражающаяся в частичном или полном выпадении метаморфоза. Факультативная неотения связана у амфибий обычно с недостаточным питанием личинки и низкой температурой воды. В некоторых случаях она переходит в постоянный признак организации. Наиболее известный пример такого рода — обыкновенный аксолотль, который на своей родине обычно метаморфизирует и дает начало амблистоме *Ambystoma tigrinum* (*mexicanum*). Однако в аквариумах он созревает и размножается только в личиночном состоянии. Аксолотль не утратил способности к метаморфозу

и в известных условиях, особенно при введении гормона щитовидной железы, легко превращается в амблистому. Ряд других хвостатых амфибий полностью утратили способность к метаморфозу. Таковы известный пещерный протей — *Proteus anguineus*, а также *Necturus*, *Typhlomolge*, *Siren*. Частичная неотения характеризует многие вторично-водные формы, между прочим Cryptobranchidae, особенно *Menopoma*, а также *Amphiuma*.

Во всех этих случаях неотения, возникшая как модификация, представляющая собой недоразвитие в известных условиях существования, стабилизировалась как постоянная наследственная форма организации, т. е. превратилась в новую норму.

Такой переход может осуществиться с большой скоростью. Так, в горных озерах Югославии имеются целые популяции неотеничных *Triturus alpestris*. Если учесть, что недоразвитие означает обычно исчезновение признаков специализации, то понятным становится эволюционное значение неотении, которая может послужить отправной точкой для развития новых типов организации (см. гл. IX, 3, гипоморфоз).

Интересная проблема переноса половых признаков с одного пола на другой получает, по-видимому, единственно возможное разрешение только в свете теории стабилизирующего отбора. Перенос половых признаков наблюдается в той или иной форме очень часто, и в особенности с самца на самку (хотя возможен и обратный переход). Он касается не только вторичных половых признаков, но иногда и первичных. Наиболее известный пример переноса вторичных половых признаков — развитие рогов у самок северного оленя (в Саянах сохранилось еще стадо более примитивных северных оленей, в котором самки безроги). У птиц очень часто на самку переносится яркая самцовая окраска (вторичный мономорфизм у полевого воробья *Passer montanus*, у некоторых видов колибри *Agyrtia*, *Colibri*, *Panterpe* и др.). Подобный перенос самцовых признаков встречается у бабочек (у голубянок *Lycaena argiodes* и *L. orion* есть и голубые самки), у жуков (*Dytiscus marginalis*), у рыб, ящериц и хамелеонов (носовые рогообразные выросты самцов имеются и у самок *Chamaeleon bitaeniatus* и *Ch. matschiei*). Во многих случаях такая передача не могла быть связана с пользой для особей другого пола, а иногда она прямо вредна для них.

Половые признаки позвоночных животных развиваются часто под морфогенетическим влиянием половых гормонов. Как у самок, так и у самцов продуцируются два половых гормона — мужской и женский, но только в разных концентрациях: концентрация мужского гормона у самцов выше, чем у самок, а женского — ниже, чем у них. Наследуются лишь соотношение концентраций этих гормонов и уровень реактивности тканей, требующий определенного минимума концентрации полового гормона для развития признаков соответствующего пола. В тех случаях, когда половые признаки развиваются как будто независимо от половых гормонов, их развитие контролируется все же чисто количественными соотношениями между половыми и соматическими хромосомами, т. е. опять-таки разной концентрацией продуцируемых ими энзимов или геногормонов. Недоразвитие половых признаков есть результат слишком высокого порога реактивности тканей на соответствующий половой гормон (или геногормон). Происходящая элиминация самцов с недостаточно развитыми половыми признаками приводит к установлению известной независимости проявления этих признаков от случайных колебаний в концентрации мужского полового гормона, так как сопровождается снижением нижнего порога реактивности тканей. Она несомненно является частной формой стабилизирующего отбора. Уровень нижнего порога реактивности тканей — видовой признак, одинаково характерный для обоих полов,

и при прогрессивном его снижении морфогенетическая реакция осуществляется при все меньших концентрациях гормона. Наконец наступает момент, когда концентрация мужского гормона у самки оказывается достаточной, чтобы вызвать реакцию развития самцовых признаков. Перенос этих признаков совершается тогда сразу, скачкообразно (в силу общего закона реагирования тканей по типу «все или ничего»), сначала у отдельных особей, а затем и у всех самок данного вида.

Перенос проявляется иногда и на копулятивных органах. Клитор достигает тогда у самок млекопитающих огромных размеров, и у пятнистой гиены (*Hyaena crocuta*) неотличим от пениса. Копуляция происходит через отверстие мочеполового канала на конце клитора, и деторождение осуществляется также через клитор. Оба акта поэтому весьма затруднены. Такая явно нецелесообразная организация может быть только неизбежным побочным результатом других, более важных процессов. В данном случае это, очевидно, результат стабилизации мужских половых признаков у самца. Естественно, что при достижении ясно выраженной вредности самцового признака у самки начинается элиминация таких самок, и стабилизация этого признака у самца остановится на известном предельном уровне.

При стабилизации женских половых признаков у самки и соответственном снижении нижнего порога реактивности на женский половой гормон возможен их обратный перенос с самки на самца. Это происходит иногда и с первичными половыми признаками, как например развитие матки с яйцеводами у самца европейского бобра (*Castor fiber*), в то время как у канадского бобра ничего подобного не наблюдается.

Такого рода явления до введения понятия стабилизирующего отбора и расшифровки механизма его действия не имели никакого объяснения.

Творческая роль естественного отбора

В эволюции организмов наряду с дальнейшей дифференцировкой на основе существующихуже способностей к морфогенетическим реакциям продолжается всегда и установление новых норм реакций, и медленный процесс выработки способности к новым приспособительным реакциям. Эти процессы преобразования форм реагирования идут под руководящим влиянием естественного отбора.

Творческая роль естественного отбора выражается, следовательно:

1) в переработке самого материала, именно в изменении выражений условно вредных, частично вредных и малых мутаций, что достигается естественным отбором наиболее благоприятных их комбинаций;

2) в преобразовании целых популяций, через сохранение и преимущественное распространение наиболее жизнеспособных форм (см. гл. IV);

3) в приспособлении организма к различным сторонам окружающей внешней среды, в том числе и к другим организмам (см. гл. I и VIII);

4) в выработке способности к наиболее выгодным реакциям на изменения в факторах внешней среды, в том числе к морфогенетическим реакциям, выражающимся в приспособительных модификациях;

5) в образовании прерывистого многообразия органических форм, и в частности в процессах видообразования и расхождения признаков (см. гл. IV);

6) в определении направления всего эволюционного процесса, в целом идущего по линии усложнения и повышения организации, а в отдельных ветвях — по пути специализации (см. гл. IX);

7) во взаимном согласовании и объединении частей и органов любого организма в одно гармоническое целое, обладающее значительной устойчивостью по отношению к внешним влияниям (см. гл. VI);

8) в создании аппарата наследственности и индивидуального развития, наиболее обеспечивающего преемственность органических форм в процессах размножения и выражающегося, между прочим, в прогрессивной автономизации развития (см. гл. VII).

Принимая различные направления и выступая в различных формах на разных этапах эволюции, естественный отбор не теряет своего творческого значения даже тогда, когда организм отчасти сам создает себе свою среду обитания и воспитания молоди, чем в свою очередь определяется и дальнейшее направление отбора.

Большое значение приобретает у высших позвоночных (птиц и млекопитающих) более узкая среда обитания, представляемая семьей или более обширным объединением — гнездовой колонией или стадом. Различные формы ухода за потомством, его питание и обучение создают особые условия индивидуального развития. Эти же условия создают и новые направления для естественного отбора. Однако в основе всех этих условий лежат семейные и стадные инстинкты, изменяющиеся в том же процессе естественного отбора.

Конечно, изменения наследственные и ненаследственные переплетаются здесь особенно сложно, еще сложнее, чем в одиночных организмах. И все же значение естественного отбора этим не снимается. Все действительно новое приобретается организмом всегда под руководящим влиянием естественного отбора. При этом направление естественного отбора определяется непрерывно усложняющимися взаимоотношениями организма со средой, как неорганической, так и биотической. Основное значение имеют взаимоотношения с ее биологическими компонентами — пищей, врагами и паразитами.

Скорость естественного отбора

Возможность естественного отбора обусловливается, конечно, наличием материала для отбора, т. е. генетическим многообразием особей данной популяции. Максимально возможная скорость естественного отбора определяется масштабом изменчивости в признаках, имеющих какое-либо значение в борьбе за существование. В математическом выражении эта зависимость известна как основной закон селекции Р. Фишера: $\frac{da}{dt} = a\sigma^2(a)$. По этому закону скорость отбора признака a пропорциональна квадрату среднего квадратического уклонения σ данного признака, т. е. его варианте. Изменчивость особей популяции зависит от ее насыщенности различными мутациями, которая бывает различной для разных мутаций в зависимости от частоты их возникновения и от биологического их значения. Большинство мутаций неблагоприятно для их обладателей, но отдельные из них могут давать частичные преимущества в некоторых локальных, сезонных или просто случайных условиях существования. Однако даже безусловно вредные мутации, если они рецессивны, могут широко распространиться в популяции. Во всех случаях распространение мутаций зависит от частоты повторного возникновения данной мутации (мутабильности) и скорости ее уничтожения под влиянием естественного отбора (при полной рецессивности только после появления гомозиготных мутаций). Между мутационным «давлением» и «давлением» естественного отбора устанавливается некоторое равновесие на разном уровне концентрации для разных мутаций — более высоком для условно благоприятных или индифферентных мутаций и более низком для вредных, и в особенности для полудоминантных леталей. Такое разнообразие в генетическом составе популяции и особенно большое число гетерозигот по разным мутациям составляют как бы основной фонд,

или резерв, наследственной изменчивости, служащий весьма благоприятной основой для эффективного действия естественного отбора и быстрой перестройки генетической структуры популяции (см. гл. II, 3). По мере этой перестройки некоторые мутации элиминируются, другие, наоборот, суммируются, частью переходят в гомозиготное состояние и входят в состав новой нормы.

Скорость естественного отбора зависит не только от изменчивости популяции, т. е. резерва уже накопленных изменений, но и от скорости мутирования. Возникновение неблагоприятных мутаций замедляет течение отбора, а возникновение благоприятных ускоряет его. Однако скорость мутирования вообще очень незначительна, да и отбору подлежат не отдельные мутации, а сложные их комбинации в виде тех или иных фенотипов. Число таких комбинаций, конечно, неизмеримо больше числа мутаций, и о недостатке материала для отбора, идущего всегда по фенотипам, не может быть и речи. Во всяком случае мутирование при определенной его скорости хотя и может повлиять на общую скорость естественного отбора, не может изменить его направления и закономерного распределения скоростей, зависящих от величины коэффициента селекции и от концентрации отбираемых вариантов. Равномерное мутирование может привести лишь к вычитанию или прибавлению некоторой постоянной величины к приводимым далее значениям скоростей отбора.

Вопрос об эффективности естественного отбора теоретически разработан в целом ряде исследований Р. Фишера, Холдена и Райта. Математический аппарат этих работ столь сложен, что не допускает доступного изложения. Мы отметим лишь немногие выводы. Прежде всего укажем, что по сделанным расчетам даже самые малые селекционные преимущества могут быстро привести к весьма заметным сдвигам в структуре популяции. Большое значение имеют размеры популяции. В малых популяциях происходят родственные скрещивания, легко приводящие при случайностях в элиминации как к случайной утрате, так и к случайному фиксированию генов в гомозиготном состоянии. Эти случайные явления ускользают из-под контроля естественного отбора, и, следовательно, естественный отбор в малых изолированных популяциях менее эффективен. Те же явления могут, однако, привести к возникновению новых комбинаций. В больших популяциях имеются гораздо более благоприятные условия для накопления самых разнообразных наследственных изменений. Случайные процессы практически никакой роли здесь не играют, и возможности быстрого отбора очень велики. В больших популяциях, однако, весьма затруднено фиксирование благоприятных комбинаций (см. гл. III, 3), поэтому очень большое значение имеют колебания численности популяций. В период максимального сокращения популяции родственные скрещивания ведут к гомозиготизации и фиксированию различных мутаций и их комбинаций в местах переживания остатков популяции. В период увеличения численности естественный отбор ослаблен. Локальные популяции свободно размножаются, скрещиваются и дают начало множеству новых комбинаций, которые затем, в период сокращения численности, подвергаются самому жесткому отбору. Наиболее благоприятны для быстрого действия естественного отбора именно такие популяции с колеблющейся численностью или малые, лишь частично изолированные популяции, которые систематически обмениваются мигрантами.

Само собой разумеется, что скорость отбора зависит в основном от величины селекционного преимущества данного варианта. В случае гаплоидной популяции, когда один из двух альтернативных вариантов (A) оставляет потомство в числе n особей, а другой вариант (B) при той же начальной численности и в тех же условиях за то же время в числе $n\ (1-s)$ особей, то, как уже указывалось выше (стр. 223), величина s является коэффициентом селекции. Эта величина может меняться от 0 (при отсутствии преимуществ одного варианта перед другим) до 1 (при полном замещении одного варианта другим). Можно показать, что скорость естественного отбора, т. е. величина приращения концентрации отбираемого варианта в единицу времени, при прочих равных условиях пропорциональна коэффициенту селекции. При малом значении коэффициента селекции прирост концентрации отбираемого варианта за одно поколение выражается формулой $\Delta p \approx sp\,(1-p) = pqs$. Как видно, скорость естественного отбора варианта определяется не только селекционным преимуществом перед его альтернативой, но и его концентрацией (p). Приведенная формула является упрощенной; она, однако, достаточно точна для большинства случаев, так как величина селекционного преимущества в природных условиях редко превышает 0.01. Однако в условиях эксперимента (искусственные популяции или введение в природную популяцию ясно выраженных мутаций) селекционный коэффициент может быть и значительно выше. Элиминация вредных мутаций идет иногда с большой скоростью и в природных популяциях. Значение коэффициента селекции в пользу нормы может в пределе достигать $s=1$ (при элиминации полных леталей). Всеобщее значение имеет следующая формула прироста концентрации за одно поколение, дающая вполне точные результаты для двух взаимоисключающих вариантов: $\Delta p = pq\,\frac{s}{1-qs}$, где p — концентрация отбираемого варианта, а q — концентрация элиминируемого. При малой величине коэффициента селекции эта формула переходит в предыдущую: $\Delta p \approx pqs$. По условию $q=1-p$, так как в популяции гаплоидов численные соотношения между взаимоисключающими фенотипами (соответственно аллеломорфным генотипам A и a) определяются формулой $p+q=1$.

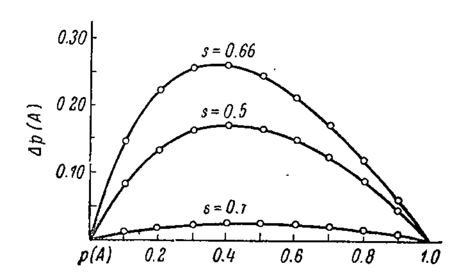


Рис. 113. Скорость естественного отбора Δp (A) в зависимости от концентрации отбираемого варианта p (A) при $s=0.1$, 0.5 и 0.66.

Кривая, выражающая изменение скорости отбора в зависимости от концентрации одного отбираемого варианта, имеет при малом коэффициенте селекции почти симметричную форму, и, следовательно, наибольшая скорость отбора наблюдается на средних концентрациях этого варианта. При увеличении коэффициента селекции максимум скорости отбора сдвигается в сторону меньших концентраций, и кривая распределения скоростей отбора приобретает асимметричную форму (рис. 113).

У диплоидных организмов соотношения становятся более сложными, так как появляется третий, промежуточный тип, который может иметь различное селекционное значение. Соотношение трех типов в равновесной популяции определяется здесь уже формулой Вайнберга—Гарди: $(p+q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$. В этом случае при простых мутациях имеются три генотипа: AA, Aa и aa, которым соответствуют и фенотипы в числовом соотношении, указанном формулой. При определении скорости отбора, который идет всегда по фенотипам, приходится учитывать не только селекционное преимущество отбираемой гомозиготы, но и гетерозиготы (если она имеет хоть какое-либо отличие от элиминируемого варианта). Это усложняет расчеты, в которых теперь участвуют уже два коэффициента селекции. Поскольку обычно доминирует норма, можно рассмотреть лишь этот частный случай полного доминирования, что значительно упростит нашу задачу, так как здесь мы будем иметь

дело опять-таки с двумя взаимоисключающими фенотипами, имеющими только новое численное соотношение ($p^2+2pq+q^2$), определяемое тремя генотипами ($AA+Aa+aa$).

Скорость отбора находится в той же зависимости от селекционного коэффициента и от концентрации отбираемого варианта (фенотипа), как и в случае гаплоидов. Однако сама концентрация вариантов меняется иначе. В данном частном случае, при полном доминировании, гетерозиготы сходны с доминантными гомозиготами, что значительно увеличивает концентрацию доминантного фенотипа. Это ведет к ускорению отбора доминанты, особенно на малых концентрациях гомозиготы. Наоборот, концентрация рецессивного фенотипа оказывается уменьшенной, так как он в генотипе Aa не получает выражения и не может быть предметом отбора.

Таким образом, кривые, выражающие распределение скоростей отбора фенотипов в зависимости от концентрации соответствующих генов, получают для доминанты и для рецессива различную форму (рис. 114, 115). Особенно интересен, однако, частный случай отбора при наличии селекционного преимущества гетерозиготы перед обеими гомозиготами. При малом селекционном преимуществе гетерозиготы кривая распределения скоростей отличается от соответствующих кривых для гомозигот лишь большей растянутостью максимума, лежащего на средних концентрациях. При более остром отборе кривая приобретает, однако, ясно седлообразную форму, т. е. двухвершинный характер. В случае равного преимущества гетерозиготы перед обеими гомозиготами эта кривая оказывается вполне симметричной (рис. 116).

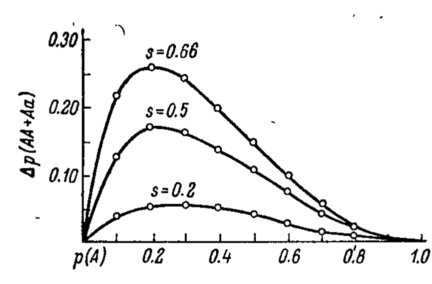


Рис. 114. Скорость естественного отбора Δp ($AA+Aa$) доминантного фенотипа в зависимости от концентрации отбираемого гена p (A) при $s=0.2$, 0.5 и 0.66.

Приведенные формулы, а также кривые распределения скоростей отбора в зависимости от концентрации отбираемого гена в популяции позволяют сделать некоторые интересные заключения. Скорость естественного отбора зависит как от концентрации отбираемого варианта (p), так и от концентрации элиминируемого варианта (q), или, иными словами, она пропорциональна интенсивности соревнования, которую мы измеряем произведением обеих концентраций ($w=apq$; см. гл. III, 2, стр. 224). Скорость отбора зависит также от селекционного преимущества одного варианта перед другим. При малом коэффициенте селекции скорость отбора просто пропорциональна этой величине. При более значительных различиях в конкурентоспособности зависимость сложнее и выражается в приведенной выше формуле величиной $\frac{s}{1-qs}$.

Если рассматривать скорость отбора в зависимости от концентрации (p) отбираемого фенотипа, то ясно, что перед нами прямая пропорциональность $\Delta p = p\left(\frac{qs}{1-qs}\right)$. В этом случае можно сказать, что скорость отбора определяется не только концентрацией отбираемого варианта, но и его оценкой, которая выражена в нашей формуле величиной $\frac{qs}{1-qs}$. Оценка отбираемого варианта зависит как от величины коэффициента селекции, так и от концентрации элиминируемого варианта и достигает максимума при его максимальной концентрации. Это и понятно, так как оценка в борьбе за существование имеет сравнительный характер. Вариант A

может выявить свое преимущество перед вариантом B лишь при совместном существовании обоих вариантов в популяции. Если вариант A редок, то его преимущества перед B сказываются с наибольшей ясностью. Если вариант A стал обычным, то он уже теряет свое выигрышное положение в популяции, в которой особи A преобладают. Если же вариант A завоевал всю популяцию, то отдельная особь A уже не имеет никаких преимуществ перед другими особями этой популяции. Другими словами, качество варианта не имеет абсолютного значения. Оно всегда релятивно. Оценка варианта производится всегда на фоне его альтернативы и является максимальной при решительном преобладании в популяции элиминируемого варианта.

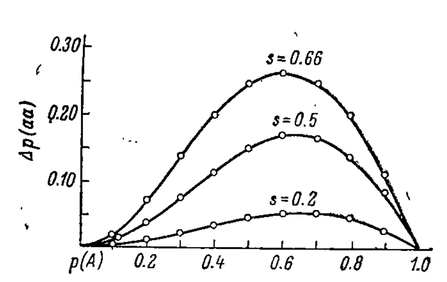


Рис. 115. Скорость естественного отбора Δp (aa) рецессивного фенотипа в зависимости от концентрации отбираемого гена $p(a)$ при $s=0.2$, 0.5 и 0.66.

Чем значительнее коэффициент селекции (его пределом является $s=1$), тем выше оценка отбираемого варианта уже на самых малых его концентрациях. Поэтому уровень максимальной скорости отбора сдвигается при возрастании коэффициента селекции со средних концентраций при $s > 0.1$ все более в сторону меньших концентраций отбираемого варианта. Кривая распределения скоростей отбора в зависимости от концентрации отбираемого гена приобретает при этом все более асимметричную форму. В пределе, при $s=1$, скорость селекции определяется только концентрацией элиминируемого варианта и, следовательно, максимальна уже на самых минимальных концентрациях отбираемого варианта ($\Delta p=q$).

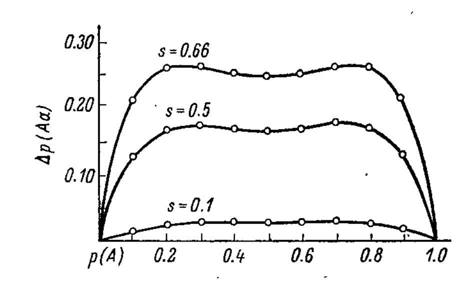


Рис. 116. Скорость естественного отбора $\Delta p(Aa)$ гетерозиготного фенотипа в зависимости от концентрации гена $p(A)$ при $s=0.1$, 0.5 и 0.66.

Седлообразная форма кривой распределения скоростей отбора гетерозиготного фенотипа в зависимости от концентрации одного из генов является добавочной иллюстрацией сказанного. Кривая эта имеет два максимума: один максимум определяется оценкой гетерозиготы Aa на фоне полного преобладания в популяции одной гомозиготы (aa) или одного гена (a), а второй максимум определяется оценкой той же гетерозиготы на фоне полного преобладания другой гомозиготы (AA) или гена A. Чем выше значение коэффициента селекции, тем шире раздвинуты оба максимума и тем яснее они выражены.

Все это имеет глубокий биологический смысл. Естественный отбор есть результат внутривидового соревнования особей (вариантов). Если скорость естественного отбора определяется при прочих равных условиях произведением концентраций обоих вариантов, то это значит, что она пропорциональна напряженности их соревнования. Следовательно, скорость естественного отбора пропорциональна математической вероятности столкновения обоих альтернативных вариантов. В начале отбора, когда концентрация отбираемого варианта A очень мала, каждая особь A сталкивается практически только с особями B, и при этом полностью выявляются ее преимущества. Однако скорость естественного отбора мала, так как число особей A (а следовательно, и общее число гетерогенных стол-

кновений) еще очень мало. По мере нарастания концентрации особи A все чаще сталкиваются не только с B, но и с другими особями A, и в этом случае не выявляют своих преимуществ. Однако скорость отбора нарастает, так как число особей A, а вместе с тем и абсолютное число столкновений между разными вариантами продолжают нарастать. Когда концентрация A достигает 50%, особи A сталкиваются в своей жизни в равном числе случаев как с особями B, так и с особями A. Только в первом случае выявляется их преимущество. Особи A утратили, следовательно, свое исходное преимущество в популяции по меньшей мере на 50%. Однако абсолютное число столкновений теперь максимально. При преобладании в популяции варианта A он сталкивается уже главным образом с особями A и, следовательно, окончательно лишается своих былых преимуществ в популяции. С падением концентрации варианта B уменьшается теперь и число гетерогенных столкновений и скорость отбора быстро падает. При отборе гетерозиготы Aa максимум скорости отбора определяется выявлением ее преимуществ при наибольшей вероятности столкновения с гомозиготой aa в случае ее преобладания в популяции и вероятностью столкновения с гомозиготой AA при преобладании последней.

Таким образом, естественный отбор определяется в своей скорости внутривидовым соревнованием вариантов, интенсивность которого зависит от распределения концентраций, т. е. от вероятности столкновения альтернативных форм между собой. Кроме этого, скорость естественного отбора определяется, конечно, селекционным преимуществом, выявляемым при сопоставлении этих вариантов в условиях данного биогеоценоза.

Кривая распределения скоростей отбора гетерозиготы замечательна не только по своей форме. Она демонстрирует большую эффективность естественного отбора гетерозиготного фенотипа в огромном диапазоне концентраций каждого из генов (от 0.1 до 0.9) или каждого из гомозиготных фенов (от 0.01 до 0.8).

Мы говорили пока только о скорости отбора фенотипов. Однако отбор фенотипов неизбежно связан и с отбором генотипов. При отборе гаплоидов отбор фенотипа равнозначен отбору генотипа. В случае диплоидного организма это не совсем так. При полном доминировании скорость отбора доминантного гена снижается вследствие отбора гетерозиготных особей Aa, которые содержат в себе, кроме отбираемого гена A, также элиминируемый ген a. Снижается также скорость отбора рецессивного гена a, который отбирается только по относительно редкому фену aa и оказывается недоступным для отбора по обычным фенам Aa. Для отбора доминантных генов это уменьшение скорости отбора особенно значительно (примерно вдвое) вначале, когда почти все гены A заключаются в гетерозиготах. Однако по мере увеличения количества гомозиготных доминантов скорость отбора гена A быстро возрастает, приближаясь к скорости отбора фена $(AA+Aa)$, так как относительное число гетерозигот в популяции уменьшается. Наоборот, при отборе рецессивного фенотипа aa отбор гена a идет вначале почти с той же скоростью, как и отбор фена aa, так как последний содержит только гены a. Однако по мере увеличения концентрации гена a элиминируемые гены A сохраняются главным образом в гетерозиготах Aa, относительное количество которых возрастает по сравнению с феном AA. Но так как в фенотипе Aa гены a недоступны для отбора, то элиминация гетерозигот замедляет их отбор примерно вдвое (по сравнению со скоростью отбора фенотипа aa).

Для непосредственного определения изменения концентрации генов в популяции (за одно поколение) в результате естественного отбора диплоидных особей по их фенотипам была предложена следующая приближенная формула (Райт): $\Delta p \approx pqs[q+hs\,(1-2q)]$, где p означает концентрацию доминантного гена A, q — концентрацию рецессивного гена a, s — селекционное преимущество фенотипа AA и hs — селекционное преимущество гетерозиготного фенотипа Aa перед гомозиготой aa. Эта формула пригодна только при малом значении селекционных коэффициентов s и hs и не малых концентрациях p (A).

При равенстве селекционного преимущества гетерозиготы и нормальной гомозиготы AA, и в частности в случае полного доминирования нормы, вполне точные результаты можно получить по формуле $\Delta p = pq^2 \frac{s}{1-q^2s}$, которая при малых значениях s дает (как и первая формула) приближенно $\Delta p \approx pq^2s$.

Во всех наших рассуждениях мы считали, что коэффициент селекции является величиной постоянной для данной пары альтернативных вариантов. Это вряд ли так. При отборе положительного варианта A не только нарастает его концентрация, но при постоянном перекомбинировании могут улучшаться и его качества, в результате чего значение коэффициента селекции будет нарастать и это может привести к заметному ускорению отбора. Вероятно, такое ускорение будет наибольшим именно в первой фазе завоевания своего места в системе данной популяции.

Мы видели, что скорость отбора доминантного фена (и гена) возрастает при увеличении концентрации соответствующего гена в популяции вначале очень быстро. Наоборот, скорость естественного отбора рецессивного фена (и гена) нарастает вначале, при малых концентрациях, очень медленно, хотя и достигает позднее того же уровня, как и в случае доминантности. Это ведет при отборе в течение ряда поколений к очень большому отставанию в достижении заметного эффекта при отборе по рецессивным признакам. Однако конечный результат оказывается через некоторое время тем же самым.

Как бы ни было велико значение подобных теоретических расчетов, следует всегда помнить, что их правильность зависит от правильности принятых предпосылок и их значение поэтому всегда условно. В основу расчетов берутся результаты известной схематизации, упрощения реальных соотношений. В действительности, например, не существует ни абсолютного доминирования, ни полной рецессивности. Следовательно, реальные кривые скорости отбора займут промежуточное положение между нашими теоретическими кривыми. Если совершенно новые мутации не бывают вполне рецессивными, а их выражение хотя бы немного благоприятно, то одновременно с их отбором начнется и отбор на усиление этого выражения в гетерозиготе. Мутация начнет доминировать, и это быстро приведет к ускорению отбора не только вследствие самой доминантности, но и вследствие возрастания коэффициента селекции. Кроме того, в природных условиях жизни амфимиктических популяций эволюция редко строится непосредственно на отборе вновь возникающих отдельных благоприятных мутаций. Обычно популяции находятся в состоянии некоторого генетического равновесия и при изменении условий существования переходят из одного стационарного состояния в другое за счет мобилизации внутренних резервов изменчивости (см. гл. II, 3). В этом случае все преимущества будут на стороне рецессивных генов, которые уже обладают в отличие от доминантных значительной концентрацией в любой природной популяции. *При эволюционной перестройке популяции доминантные и рецессивные мутации стартуют на совершенно разных уровнях концентрации.* Поэтому отбор рецессивных мутаций может произойти со значительно большей скоростью, чем отбор доминантных.

В случае выявления каких-либо преимуществ у гетерозиготы ее отбор произойдет именно вначале с исключительно большой скоростью, так как все мутации находятся в генетическом резерве равновесной популяции именно в гетерозиготном состоянии и нередко достигают высокой концентрации. Однако при свободных скрещиваниях и отсутствии специальных генетических механизмов, поддерживающих постоянную гетерозиготность, полное насыщение популяции гетерозиготной мутацией оказывается недостижимым (максимальный уровень насыщения достигается только при малой жизнеспособности гомозиготной мутации).

В заключение отметим, что максимальная скорость отбора в любом направлении (при небольших величинах коэффициента селекции) достигается в популяциях с максимальным распространением мутаций в гетерозиготном состоянии (т. е. 50% концентрации мутантного гена). Такие популяции обладают наибольшей мобильностью.

4. УПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫМ ПРОЦЕССОМ

Деятельность человека оказывает самое глубокое влияние на органическую природу (см. стр. 226). Человек, меняя флору и фауну и создавая на месте прежних биоценозов новые, создает этим самым и новые условия борьбы за существование, и новые направления естественного отбора (особого внимания заслуживает в этом смысле эволюция сорняков и вредителей сельского хозяйства). При этом выявляются непроизвольные и непредвиденные результаты деятельности человека. Задача будущего — сознательное создание искусственных биоценозов, т. е. определенной новой среды для животных и растений.

Для некоторых видов растений и части животных, именно для форм, культивируемых человеком, это уже делается. Вся наша агротехника, лесотехника и зоотехния вместе со службой защиты растений и ветеринарией направлены на создание наиболее благоприятной искусственной среды для развития культивируемых растений и животных. Этим самым меняется и направление естественного отбора.

Однако и сам отбор, в измененной форме, находится частично в руках человека. Это — искусственный отбор, или селекция, методы которой непрерывно разрабатываются и совершенствуются по мере накопления наших знаний. Бессознательный искусственный отбор доисторического и исторического времени, стоявший на грани естественного отбора, в культурных хозяйствах давно заменен сознательным выбором наиболее ценных растений и животных, специально оставляемых для размножения. Давно уже пользуются и гибридизацией для увеличения разнообразия комбинаций как базой для дальнейшей селекции.

Дарвин построил свою теорию эволюции именно на накопившемся уже тогда опыте растениеводства и животноводства. С тех пор практика выведения новых форм ушла далеко вперед. Однако только теперь полное знание законов изменчивости и наследственности может привести к дальнейшим успехам на этом пути, к ускорению работы и достижению наиболее надежных результатов. Управление эволюционным процессом и означает вполне сознательное преобразование организмов, ведущее в кратчайший срок к созданию новых растений и животных с заранее заданными свойствами.

Первым условием успеха является использование подходящего природного или уже окультуренного материала с достаточно широким диапазоном наследственной изменчивости. Желательно и повышение этой изменчивости путем гибридизации близких форм, а также путем применения мутагенных агентов. Очень большое значение имеет получение полиплоидов, и особенно аллополиплоидов как форм, обладающих наиболее богатой наследственной основой. В будущем можно надеяться и на получение определенных, направленных наследственных изменений (гл. II, 3). На этом пути стоит экспериментальное получение мутаций химическими агентами, и в особенности попытки внесения новых звеньев в молекулу ДНК. Разрешение этой задачи составит новую эру не только в растениеводстве и животноводстве, но и в биологии вообще. Воздействие на молекулу ДНК даст в руки новый метод экспериментального исследования не только явлений наследственности и эволюции, но и индивидуального развития как в норме, так и в патологии, и не только в морфологическом, но и в физиологическом аспектах.

Однако в настоящее время направление эволюции определяется в растениеводстве и животноводстве, как и в природных условиях, не наследственной изменчивостью, а только планомерным отбором таких изменений. Разница между искусственным и естественным отбором состоит главным образом в том, что последний всегда направлен к достижению наилучших условий для жизни данного вида организмов, а искусственный отбор направлен к достижению максимальной продуктивности соответственно требованиям человека, хотя бы это происходило и вопреки интересам самих организмов. Так, у всех культивируемых растений в результате искусственного отбора увеличиваются выходы того материала, который используется человеком: размеры и количество семян у зерновых культур, размеры корней, клубней или зеленых частей у овощных, количество и качество волокон или выход растительного масла у технических культур, выход алкалоидов у лекарственных, размеры, качество и количество плодов у ягодных культур и плодовых деревьев. У животных соответственно требованиям человека увеличивается продукция мяса, отложение жира, количество и вес откладываемых яиц, количество и качество шерсти и т. д. Вместе с тем постепенно исчезают те признаки, которые в условиях культуры полностью теряют свое значение: у растений исчезают средства для распространения семян, у животных редуцируются средства пассивной и активной защиты, теряются опознавательные признаки, перестраивается система инстинктов, меняется поведение. Все это не значит, однако, что естественный отбор совершенно утрачивает свое значение при этих условиях. Хотя его влияние и ослабляется в известной мере, действие естественного отбора все же не прекращается. Прежде всего всегда и везде сохраняется значение естественного стабилизирующего отбора (если искусственный отбор этому прямо не противодействует), т. е. продолжается элиминация мутаций, снижающих жизнеспособность в данных искусственно созданных условиях. Таким образом, постепенно создаются и новые, вполне сбалансированные генетические сочетания, связанные с устойчивостью в индивидуальном формообразовании.

Так как в условиях, создаваемых человеком, индивидуальное развитие протекает несколько иначе, меняется также и выражение мутаций. Меняется и их значение для жизни и размножения. Естественный отбор получает поэтому в условиях культуры новое направление, которое соответствует этим условиям. Процесс адаптации продолжается, но он определяется теперь не природной обстановкой, а той, которая создается человеком. Рвутся привычные связи с элементами прежнего биоценоза, и устанавливаются новые связи с теми почвами, микроклиматом и организмами, которые избираются человеком или просто сопутствуют человеку как косвенные результаты его деятельности. Так, например, обработка почвы и внесение в нее удобрений, введение севооборотов, удаление посторонних конкурентов и вредителей, а нередко и регуляция орошения создают более благоприятные условия для развития, роста и плодоношения растений. Результатом является повышение урожаев. Вместе с тем и естественный, и искусственный отбор протекают именно в этих улучшенных

условиях. Отбор более устойчивых, быстро развивающихся и плодовитых особей в условиях хорошей обработки почвы означает приспособление растений к установившейся агротехнике и максимальное использование создаваемых условий. Поэтому все культурные сорта отличаются от исходных гораздо большей способностью использовать удобрения. Высокопродуктивные сорта гораздо сильнее реагируют на внесение удобрений и являются соответственно более требовательными, чем примитивные сорта.

Высокие качества культурных сортов реализуются только в условиях высокой агротехники. При примитивной обработке почвы культурные сорта не могут выявить своих качеств, а в природных условиях они и вообще не смогли бы существовать.

Агротехнические приемы сглаживают природные различия в качестве почв на огромных территориях. Однако полное выравнивание почв невозможно. Остаются также различия климатические: бóльшая или меньшая влажность почвы и воздуха, разные распределения температур и осадков по сезонам, разная инсоляция, более или менее резкие суточные и годичные колебания температуры и др. Поэтому как естественный, так и сознательный, искусственный, отбор ведут к созданию локальных и региональных сортов, т. е. экологических форм, которые отличаются от природных экологических рас лишь привязанностью к тем искусственным биогеоценозам, которые называются полем, огородом или садом.

Для животных условия существования нивелируются в значительно большей мере, чем для растений, так как под покровительством человека они находят защиту от климатических невзгод, а питание полностью регулируется человеком. Все сказанное заставляет всегда помнить о деятельности естественного отбора и учитывать его влияние при искусственном отборе. Условия внешней среды не могут быть безразличными, и селекция по одним и тем же признакам приведет к различным результатам при разных условиях культуры (так как и выражение признаков одного и того же генотипа окажется различным в разных условиях).

Для растений имеют большое значение многие климатические факторы: влажность, температура, длина светового дня, и притом различные на разных стадиях развития.

Однако и для животных эти условия небезразличны, особенно для функций размножения. Для созревания половых продуктов животным также нередко требуются известные температурные условия и определенные нормы освещения, иногда даже в виде определенной длины светового дня (доказано для некоторых птиц). В особенности же важно полноценное питание.

Селекционер не должен забывать о действии естественного отбора. В некоторых случаях естественный отбор уже и сам помогает человеку, как например при селекции морозоустойчивых или засухоустойчивых сортов в условиях нашего климата. В других случаях, однако, естественный отбор может противодействовать селекции, проводимой человеком. Задача состоит в том, чтобы поставить по возможности и естественный отбор на помощь селекционеру.

Если вести селекцию на высокую урожайность зерновых в условиях густых посевов и плохого питания растений, то естественный отбор будет противодействовать нашим усилиям, так как растения будут находиться в условиях острой конкуренции и отбор будет идти в направлении снижения урожайности (именно наименее продуктивные особи будут в условиях скудной ассимиляции и недостаточного минерального питания все же наименее истощенными и смогут завершить вегетацию и довести семена до полного созревания). Наоборот, в условиях высокой агротехники, когда полностью выявляются ценные свойства сорта, естественный отбор

сам будет способствовать увеличению плодовитости, т. е. дальнейшему повышению урожайности (так как в общем сборе семян относительное число семян наиболее плодовитых особей будет непрерывно возрастать).

То же самое касается и сохранения качеств уже выведенного сорта. Естественный отбор может очень быстро привести к вырождению сорта, если мы не будем заботиться о высокой агротехнике.

Приблизительно таково же и положение с вопросом о селекции более ценных пород животных. Пренебрежение правилами кормления и ухода ведет не только к снижению качеств данных животных, но и к усилению значения естественного отбора, действующего в данном случае против интересов человека (хотя и в пользу животного, находящегося в этих условиях) — в направлении снижения хозяйственной ценности животного. Правда, в зоотехнии эта опасность не так остра, как в растениеводстве, так как при более медленном темпе размножения крупных животных и меньшей численности особей эффект естественного отбора скажется не столь быстро, как у растений.

Только строго обоснованное сочетание биотехнических приемов воспитания с постоянной селекцией может обеспечить не только выведение, но и поддержание на должной высоте хозяйственно ценных сортов растений и пород животных, разводимых человеком. Всякая односторонность является в этом деле вредной.

Методы искусственного отбора меняются по мере накопления опыта и знаний. В культурных странах б е с с о з н а т е л ь н ы й о т б о р давно уступил место п л а н о м е р н о м у. Последний применялся, а иногда и теперь применяется в виде м а с с о в о г о о т б о р а по фенотипам. При этом производится оценка особей каждого поколения непосредственно по их признакам. Отобранные этим методом особи могут быть крайне различными по своим наследственным свойствам, и это замедляет достижение желаемого результата. В больших хозяйствах поэтому перешли от массового отбора к индивидуальному. В этом случае отобранные особи многократно проверяются по их потомству и лишь после этого используются для дальнейшего отбора и комбинирования. Этим методом за последнее столетие получены очень хорошие результаты, которые в некоторых случаях, казалось, достигли предела, диктуемого физиологическими возможностями данной организации. Однако успехи в изучении законов наследования привели к открытию новых путей дальнейшего совершенствования методов отбора и создания новых сортов в результате целенаправленного комбинирования.

Оценка отдельных особей ведется прежде всего по их происхождению, а затем и по потомству. Подробному изучению подвергаются изолированные линии, поддерживаемые с помощью внутрилинейных скрещиваний (или самоопыления у растений). Межлинейные скрещивания и анализ потомства дают возможность изучить их генетическую структуру. Знание генетической структуры отдельных линий позволяет создать почти любые желательные комбинации. Такой метод линейного отбора требует большого масштаба исследований на огромном числе особей. Он требует применения специальных методов не только генетического анализа, но и оценки качества продукции всевозможными специальными методами. Изучается также наследование общей выносливости, устойчивости против различных заболеваний и климатических факторов. Одним словом, требуются большие площади, большое число специалистов и исследовательских лабораторий, что посильно только для крупных предприятий, и в особенности для государственных организаций. Этими методами в Швеции, ФРГ, ГДР, США, СССР и других странах выведено много высокопродуктивных районированных сортов зерновых культур со значительно улучшенными качествами. Значительные результаты получены и на овощных, ягодных

и технических культурах. Медленная смена поколений у древесных пород и у крупных животных не позволяет, конечно, достигнуть положительных результатов с такой скоростью, как у однолетних растений. Поэтому ощутимые результаты получены пока только у таких быстро размножающихся животных, как кролики, свиньи и домашняя птица. Во всех этих случаях главную роль играет комбинирование наследственных свойств после основательного изучения генетической основы тех качеств, которые являются предметом отбора.

Большинство количественных признаков определяется в своем развитии многими сходными по своему эффекту «полимерными» генами (полигенами). Поэтому усиление выражения количественных показателей продуктивности достигается в основном за счет отбора и комбинирования полигенов. Однако далеко не всегда комбинирование генов вызывает простое суммирование их фенотипического эффекта. Из элементарной генетики мы знаем, что комбинирование признаков, обусловленных разными генами, приводит иногда к развитию качественно новых признаков (классический пример — комбинирование разных форм гребня у кур). Точно так же мы знаем, что нормальный, вполне жизнеспособный, устойчивый и плодовитый организм характеризуется определенной комбинацией разных генов, среди которых могут быть и такие, которые в отдельности проявляются в виде безусловно неблагоприятных мутаций. В состав нормы могут входить и летали, которые ничем себя не обнаруживают, если они поддерживаются в гетерозиготном состоянии. Во всяком случае норма имеет всегда сложный состав и характеризуется сбалансированной генетической структурой и устойчивым механизмом индивидуального развития. Скрещивание между экологическими и географическими формами (а тем более межвидовая гибридизация) приводит нередко к снижению жизнеспособности и плодовитости вследствие нарушения баланса при совмещении разных генотипов. Однако и родственное разведение приводит часто к снижению жизнеспособности, вследствие того что некоторые неблагоприятные рецессивные гены переходят в гомозиготное состояние. При скрещивании таких линий между собой нормальная жизнеспособность и плодовитость полностью восстанавливаются в первом же поколении гибридов.

Восстановление или даже повышение жизнеспособности, устойчивости, мощности и плодовитости в результате скрещивания называется гетерозисом. Последний означает, следовательно, восстановление нормального или установление нового, еще более благоприятного соотношения между генами, ведущего к большей слаженности механизма индивидуального развития.

В основе гибридного гетерозиса может лежать либо комбинация разных, т. е. негомологичных, генов, либо комбинация аллелей, т. е. гетерозигот, по некоторым генам. Для практики имеет наибольшее значение первый случай, так как он позволяет создать путем межлинейного скрещивания наиболее продуктивные комбинации многих полигенов в гомозиготном состоянии. Использование гомозигот означает возможность размножения данного сорта без расщепления. Известным примером такого гетерозиса являются гибридные сорта кукурузы, выведенные первоначально в США. По-видимому, чаще, в особенности у животных, явления гетерозиса объясняются взаимодействием аллеломорфных генов.

У генетически наиболее изученной плодовой мушки (разные виды *Drosophila*) известно большое количество летальных генов, которые вызывают в гомозиготном состоянии гибель на более или менее ранней стадии развития, а в гетерозиготе ничем себя не проявляют. Известны и полулетали, которые снижают жизнеспособность и плодовитость. Наконец, огромное большинство мутаций в гомозиготном состоянии обнаруживают вообще сниженную жизнеспособность и плодовитость в нормальных

условиях культуры. При родственном разведении многие неблагоприятные мутации переходят в гомозиготное состояние, появляются и гомозиготные рецессивы по леталям и полулеталям, и это приводит к общему снижению жизнеспособности и плодовитости всей культуры. При скрещивании между собой таких культур со сниженной жизнеспособностью все эти гены переходят в гетерозиготное состояние, и сразу полностью восстанавливаются и жизнеспособность, и плодовитость. Раньше именно этим и объясняли явления гетерозиса. Дело оказалось, однако, не таким простым.

В основе гетерозиса лежит всегда взаимодействие различных генов, и притом иногда, как мы уже видели, и негомологичных. Взаимодействие нормального аллеля с мутантным приводит обычно к погашению выражения мутации в гетерозиготных особях (рецессивность), но нередко мутация имеет какое-либо морфологическое или, чаще, физиологическое выражение и в гетерозиготе (полудоминантность). Обычно это просто ослабленное выражение признаков, характерных для гомозиготной мутации. Однако в некоторых случаях гетерозигота обладает своим новым выражением и иногда не только отличается от обеих гомозигот, но оказывается и более жизнеспособной или плодовитой, чем мутантная и нормальная особь (сверхдоминантность). Некоторые преимущества проявляются в известных условиях даже у гетерозиготных леталей (породы рогатого скота Niatta и Dexter являются носителями леталей, однако культивировались как хозяйственно выгодные продуктивные породы). В некоторых специальных условиях многие гетерозиготы оказываются более выносливыми, чем нормальные гомозиготы (например, мутация вывернутых крыльев eversae у *Drosophila funebris* обладает повышенной жизнеспособностью при 24—25°). Иногда гетерозиготы обладают более высокой устойчивостью и плодовитостью даже в обычных условиях культуры. Это явление также может быть источником гибридного гетерозиса.

По мере дальнейших успехов в изучении генетической структуры популяций выясняется все в большей мере положительное значение гетерозиготности по многим признакам, в особенности у животных. У животных, и прежде всего у позвоночных, обоеполое размножение является единственным способом воспроизведения (партеногенез крайне редок), и при подвижности животных родственные скрещивания происходят относительно редко. Поэтому нормально особи любой природной популяции гетерозиготны по очень большому числу генов (и в особенности по многим полигенам). Естественный отбор имеет всегда дело с такими особями. Он всегда направлен на установление максимальной приспособленности и жизнеспособности, а также оптимальной плодовитости этой гетерозиготной нормы. Поэтому при постоянном перекомбинировании всегда отбираются особи с наиболее благоприятным выражением по многим гетерозиготным мутациям. Отбор «модификаторов» ведет не только к рецессивности, т. е. к погашению неблагоприятных выражений мутации, но и к доминированию и даже сверхдоминированию, т. е. усилению тех ее выражений, которые оказываются благоприятными для жизни и размножения гетерозиготы (см. гл. II, 3). Если в результате скрещивания разных форм и линий происходит комбинирование многих таких гетерозиготных мутаций с положительным эффектом, это может привести к значительному увеличению жизнеспособности и продуктивности, т. е. к ясному проявлению гибридного гетерозиса.

У растений часто наблюдается самоопыление, и тогда происходит, очевидно, гомозиготизация по многим признакам. Даже у нормально перекрестно опыляющихся растений все же преобладают скрещивания между территориально близкими и потому обычно родственными особями. Поэтому у них вообще многие гены находятся в гомозиготном состоянии,

а следовательно, и отбор ведет к установлению наиболее благоприятной комбинации гомозигот. В этом случае возможны проявления гомозиготного гетерозиса у гибридов. Однако и у растений установлено во многих случаях положительное значение гетерозиготности, которая, очевидно, поддерживается действием естественного отбора. По Штуббе, именно гетерозиготность является обычной основой гетерозиса. У растений гетерозиготность, а вместе с тем и гетерозисный эффект могут быть зафиксированы при установлении полиплоидии, а также апогамии. Быть может, этим и объясняется мощность и жизнестойкость некоторых аллотетраплоидов и процветание многих апогамов. Во всяком случае и гетерозиготный гетерозис дает большие перспективы его использования в растениеводстве, в особенности путем полиплоидизации гетерозисных гибридов.

Использовать гетерозис гетерозигот в практике животноводства труднее, так как он оказывается нестойким вследствие расщепления и перекомбинирования в потомстве. Однако и это не безнадежно. В природных условиях возможно фиксирование комбинаций различных генов в пределах отдельных хромосом. Насколько удастся использовать такие механизмы в практике, покажет будущее. Однако и в настоящее время можно достичь больших результатов путем сознательного комбинирования наследственных факторов разных линий. Можно также использовать явления гетерозиса для достижения максимальной устойчивости и продуктивности по меньшей мере путем комбинирования разных гомозигот.

ГЛАВА IV

ПРОБЛЕМА ОРГАНИЧЕСКОГО МНОГООБРАЗИЯ

> Поистине изумителен тот факт, — хотя мы ему и не изумляемся, так он обычен, — что все животные и все растения во все времена и повсюду связаны в группы, подчиненные одна другой, как мы это наблюдаем на каждом шагу, и именно так, что разновидности одного вида связаны друг с другом всего теснее; менее тесно и неравномерно связаны виды одного рода, образующие отделы и подроды, еще менее близки между собою виды различных родов и, наконец, роды, представляющие различные степени взаимной близости, выражаемые подсемействами, семействами, отрядами, подклассами и классами. Различные подчиненные группы в пределах одного класса не могут быть распределены в виде одного ряда, а скучиваются вокруг точек, которые в свою очередь скучиваются вокруг других точек, и так почти бесконечными кругами.
>
> Ч. Дарвин.

1. ИСТОРИЯ ВЗГЛЯДОВ НА ИЕРАРХИЮ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ЕДИНИЦ И ЗНАЧЕНИЕ ВИДОВ

Многообразие форм живых существ характеризуется прерывистостью, т. е. ясной обособленностью различных типичных форм. Мы свободно различаем даже близких животных: лисицу от песца, крякву от чирка, травяную лягушку от прудовой и т. п., или близкие растения: тополь от осины, ель от пихты, пырей от пшеницы. Уже Аристотелю было известно около 500 видов животных и несколько меньшее число видов растений. Обособленность отдельных видов питала верование в их создание путем отдельных творческих актов. Эти верования держались еще долго после того, как наши знания органических форм значительно обогатились. Собирание и описание животных и растений началось — после средневекового застоя — лишь с начала XVI в. (до этого человечество пользовалось только знаниями Аристотеля). К началу XVII в. было известно уже до 6000 видов растений. Изучение животных несколько отставало, однако к концу XVIII в. их насчитывали около 18 000 видов, к середине XIX в. — более 50 000 видов. В настоящее время описано более 500 000 видов растений, а из животных одни лишь насекомые насчитывают около одного миллиона видов.

Понятно, что с увеличением числа известных видов растений и животных верования в сотворение каждого вида путем отдельного творческого акта должны были наталкиваться на все возрастающие трудности. Карл Линней (1707—1778), который знал около полутора десятков тысяч видов растений и около четырех тысяч видов животных, еще мог держаться формулы: «Видов существует столько, сколько их создало изначальное бесконечное существо». Однако Линней уже допускал, что в некоторых случаях могут получиться новые виды в результате гибридизации, а в других случаях возможно и преобразование одних видов в другие под влиянием климата и почвы. Кроме того, Линней считал, что разновидности вообще представляют растения, изменившиеся в результате разных случайных причин — изменений климата (температуры, влажности), состава почвы и т. п. Таким образом, Линней должен был

признать возможность естественной изменяемости видов, хотя и в весьма ограниченном масштабе. Во всяком случае виды и роды представлялись Линнею естественными и вполне обособленными единицами. Он намечает и более крупные естественные порядки (близкие к современным семействам). Однако основные подразделения (классы и отряды) растительного и животного царств имеют в системе Линнея совершенно искусственный характер.

Естественная группировка организмов в дальнейшем все более выявляется и получает к началу XIX в. свое отражение в классификации растений А. Л. Жюсье и в системе животных Ж. Б. Ламарка. Естественная классификация выражает глубокое сходство строения организмов, их родство, общность корней. Вместе с тем, однако, она как будто позволяет расположить их в ряд постепенно возрастающей сложности. Такие ряды форм строились и раньше: еще Аристотель располагал все тела природы в последовательный ряд; то же самое мы находим у немецкого философа Г. Лейбница, говорившего о таком же расположении «монад» и, наконец, в представлениях швейцарского натуралиста Ш. Боннэ, создавшего известную «лестницу существ», ведущую от простейшего атома до. . . высшего «ангела». Все эти ряды имели метафизический характер, и только у Ламарка возникает представление об органической «градации» растений и животных, выражающей их усложнение в процессе настоящего исторического развития. При этом естественная группировка — следствие реального родства, и каждая высшая группа рассматривается как результат дальнейшего развития предшествующей группы, от которой она берет начало как от ближайших родоначальных форм.

Теория Ламарка, предполагая постепенный ход усложнения в силу закона градации и дальнейших преобразований соответственно изменениям в факторах среды, не дает, однако, никакого объяснения указанной прерывистости органического многообразия. Ламарк и не видел этой прерывистости. Он считал, что все систематические подразделения искусственны, так как все они связаны переходами, образующими непрерывный ряд форм, последовательно переходящих друг в друга. В действительности между отдельными видами организмов безусловно нет той пропасти, какую себе представляли Линней и все креационисты. Однако обособление видов все же вполне реально.

Если бы виды представляли собой результаты отдельных актов творения, то между ними не могло бы быть никакой органической связи. Обогащение знаний, связанное с открытием многих очень близких видов, распадающихся нередко на множество разновидностей, ставило перед систематиками все новые и новые трудности. Им было неясно, где же в самом деле граница между настоящей единицей системы — сотворенным и неизменным видом и искусственной группой случайно измененных особей — разновидностью? Морфологический критерий (сходство в признаках организации) не давал возможности проводить такую границу. Поэтому Бюффон и Кювье сделали попытку ввести физиологический критерий, основанный на том, что разновидности свободно между собой скрещиваются, а виды между собой не скрещиваются или во всяком случае не дают плодовитого потомства. Увеличение знаний показало, однако, ненадежность и этого критерия. Вид не отличается принципиально от разновидности; виды обнаруживают лишь более значительные различия, чем разновидности, которые нередко также связаны более ясными переходами.

Неудивительно, что это приводило иногда к полному отказу признать за видом объективное существование: вид как будто такое же изменчивое собрание особей, непрерывно переходящих в особей соседних видов, как и разновидность, переходящая в другую разновидность. Таким образом,

не только виды, но и все высшие систематические единицы, вся система вообще признавалась искусственной, придуманной лишь для удобства описания множества органических форм, реально существующих лишь в виде отдельных особей. Таковы были воззрения первых эволюционистов — Бюффона и Ламарка. Эти воззрения и не могли быть иными, так как не существовало теории, которая объясняла бы происхождение прерывистого многообразия органических форм. Ламаркизм, по крайней мере в своих механистических выражениях, мыслит себе лишь скользящие взаимопереходы, без всяких перерывов, или, наоборот, полные разрывы, совершенно немотивированные превращения одних организмов в другие (например, ящерицы в птицу, по представлениям Сент-Илера).

Вопрос о реальности видов был исчерпывающе разрешен только Дарвином, который доказал, что виды имеют объективное существование как определенно характеризуемые *группы, явно отграниченные от других групп, состоящие из особей, связанных между собой тесным родством, морфологическим и физиологическим сходством, свободно между собой скрещивающихся, занимающих определенный ареал распространения и определенную экологическую нишу.* Однако вместе с тем виды меняются, они имеют временное существование и в процессе эволюции дают начало новым, не менее реальным видам. Виды дифференцируются и далее на разновидности, которые в процессе расхождения признаков получают значение самостоятельных видов. Тогда прежний вид становится родом и т. д. Так в процессе эволюции при постоянном расхождении признаков увеличивается многообразие органических форм. Из одного общего корня возникли в геологическом прошлом крупнейшие подразделения растительного и животного царств. Их представители постепенно усложнялись, повышали свою организацию и дифференцировались все дальше, давая начало новым подразделениям. Так возникло своеобразное иерархическое соподчинение систематических групп.

В процессе образования все более совершенных форм жизни не исчезали, однако, и более простые организмы; заняв определенное, ограниченное место в экономии природы и приспособившись к своим частным условиям существования, они нередко на долгие геологические периоды сохраняют свою организацию почти неизменной. Так, Дарвин объясняет современное существование низших организмов наравне с наиболее совершенными представителями растительного и животного царств. Непрерывный процесс прогрессивной эволюции, процесс постоянного усложнения и совершенствования организации (выражающийся в естественной «градации» форм) вовсе не исключает возможности специализации организмов, оставшихся на прежнем уровне организации, и не исключает возможности регрессивного развития, вторичного упрощения организации, если условия существования данных организмов ограничены узкими пределами или до крайности просты и однообразны: «. . . высокое развитие некоторых целых классов или некоторых их представителей не влечет за собой обязательно вымирания тех групп, с которыми они непосредственно не конкурируют. В некоторых случаях, как увидим далее, низко организованные формы, по-видимому, сохранились до настоящего времени только потому, что они обитали в совершенно замкнутых или исключительных стациях, где подверглись менее суровой конкуренции и где их малочисленность ослабила шансы возникновения благоприятных изменений. . .

Но главная причина заключается в том факте, что при очень простых жизненных условиях высокая организация не оказала бы никакой услуги» (Дарвин).

Теория естественного отбора дает совершенно непринужденное объяснение процессу образования разрывов между разновидностями и затем увеличению этих разрывов между видами и высшими таксономическими единицами. Исчерпывающее разъяснение этой проблемы дано в принципе расхождения признаков. Теория Дарвина не требует никаких дополнительных гипотез.

Между тем предположение о поглощающем влиянии скрещивания привело к разработке двух вспомогательных теорий: миграционной теории М. Вагнера и теории физиологического отбора Дж. Роменса.

Миграционная теория

Известный путешественник и этнограф Мориц Вагнер, исследуя географическое распространение организмов, пришел к выводу, что изменчивость, наследственность и отбор будто бы не являются достаточными предпосылками для объяснения эволюции. Предполагая, что случайные изменения захватывают сначала одну или немногие отдельные особи, М. Вагнер считал, что эти изменения будут поглощены в процессе скрещивания и не смогут служить предметом дальнейшего отбора и стать признаком целой группы организмов.

Видообразование возможно, по М. Вагнеру, лишь в том случае, если измененные формы переселяются в другую область и остаются здесь изолированными от основной формы, т. е. с нею не скрещиваются. Только переселение (миграция) и следующая за ним пространственная изоляция ведут к образованию новых форм.

В настоящее время нужно признать, что основным условием внутривидовой дифференциации, ведущей к видообразованию, является действительно та или иная форма пространственной изоляции. С другой стороны, однако, эта изоляция не является необходимой предпосылкой эволюции вообще, так как факты показывают, что не только эволюция вообще, но иногда и дифференциация, т. е. видообразование, связанное с расхождением признаков, возможно и без географической изоляции. Однако основная мысль М. Вагнера, что внутривидовая дифференциация и видообразование требуют ограничения скрещивания между возникающими формами, оказалась правильной.

Теория физиологического отбора

Роменс, один из лучших популяризаторов дарвинизма, предполагал, что теория Дарвина должна быть дополнена условием, что вновь возникающие уклонения оказываются при скрещивании между собой более плодовитыми, чем при скрещивании с исходной формой. Физиологическая (генетическая) изоляция является условием дивергенции форм, и в частности видообразования. В процессе эволюции при всяком расхождении отбираются формы, физиологически несколько отличающиеся от исходной.

И эта теория покоится частью на неверном предположении о поглощающем влиянии скрещивания. Кроме того, она предполагает, что физиологическая изоляция предшествует морфологическому обособлению. Это также не всегда верно. Известно, что не только подвиды, но иногда даже и хорошо разошедшиеся виды оказываются при скрещивании между собой плодовитыми. Не отрицая большого значения физиологической изоляции, мы не можем ей приписывать роль фактора, обусловливающего видообразование — это скорее следствие уже состоявшегося обособления.

Отвергая как миграционную теорию Вагнера, так и теорию физиологического отбора Роменса в качестве обязательного дополнения к теории Дарвина, мы ни в коем случае, однако, не отрицаем значения изоляции для видообразования. Это будет разобрано более обстоятельно в дальнейшем изложении. Здесь же отметим следующее.

1. Эволюция возможна без особых форм изоляции (что признает и Роменс), так как сам естественный отбор, устраняя менее приспособленные формы от размножения, изолирует, таким образом, новые формы от исходных.

2. Возможно и видообразование во времени в результате преобразования всего старого вида в новый (палеонтологические виды).

3. Видообразование в пространстве может начинаться также при участии различных форм изоляции; особое значение имеет все же географическая, пространственная изоляция. Вслед за нею идет биологическая изоляция, связанная с расхождением во времени созревания половых продуктов, с изменениями инстинктов, ведущих к выбору различных мест для размножения, и в частности экологическая изоляция, т. е. расхождение зарождающихся новых форм (экотипов) в разные экологические ниши; эти формы изоляции полностью объясняют конкретные случаи первоначального расхождения форм.

4. Дальнейшим результатом любого расхождения частично изолированных форм рано или поздно всегда является их физиологическая и генетическая изоляция (вследствие нарастающих различий в строении полового аппарата и половых клеток, а также в структуре и иногда даже в числе хромосом, делающих их конъюгацию и правильное распределение при редукционных делениях невозможными). Однако это уже позднейший этап в эволюции, не начинающий, а завершающий процесс видообразования.

Мутационная теория

Мутационная теория, разработанная де Фризом и в значительной мере воспринятая генетикой, также выдвинула свое «объяснение» прерывистому характеру многообразия органических форм. По представлениям мутационистов, разрывы возникают не в процессе эволюции, а обусловлены уже самим материалом — особенностями наследственной, т. е. мутационной, изменчивости. Каждая мутация дает, по де Фризу, новую законченную форму — элементарный вид, ясно отграниченный от других форм. Естественный отбор лишь определяет переживание некоторых более удачных форм. Эти взгляды были в свое время восприняты и генетикой. Новые формы будто бы создаются в мутациях, а естественный отбор только играет роль уничтожающего фактора, уменьшающего разнообразие жизни и прорывающего все более глубокие рвы между систематическими группами организмов. Творческая роль естественного отбора, создающего новые формы и ведущего их ко все далее идущему расхождению, при этом совершенно отрицается (а если не отрицается на словах, то не понимается). Обо всем этом уже говорилось (см. гл. II, стр. 159—160). Здесь же еще раз подчеркнем, что только теория Ч. Дарвина дала нам совершенно ясное объяснение прерывистого многообразия форм, возникающего в процессах видообразования и углубляемого в процессе дальнейшего расхождения признаков.

Другие теории видообразования и расхождения признаков

Антидарвинисты выдвигали другие объяснения фактов прерывистого многообразия органических форм. Ламаркисты нередко говорят об остановке («генэпистаз» Эймера) в процессе постепенной эволюции на разных уровнях развития любой филогенетической ветви или предпо-

лагают возможность внезапного преобразования, не подготовленного историей данной формы (Кёлликер). Оба предположения совершенно произвольны и не опираются на какие-либо действительно наблюдаемые факты. По существу они ничего не объясняют, а лишь сами нуждались бы в объяснении, если бы такие факты были найдены.

Другие допускали существование различных механизмов эволюции для низших систематических единиц (до вида включительно) и для высших группировок (такие взгляды развивались Копом и рядом позднейших авторов, вплоть до некоторых современных представителей генетики). Подвиды и виды представляют результат дифференциации, сводящейся, по их мнению, к одному лишь распаду вида на частные формы в силу утраты доминантных генов исходной формы. Видообразование является в таком случае лишь результатом мутирования и комбинирования. Это эволюция малого масштаба — микроэволюция. С другой стороны, Коп, Ю. А. Филипченко, Р. Гольдшмидт (R. Goldschmidt) и другие биологи говорили о развитии больших подразделений — семейств и отрядов — как об эволюции другого порядка — макроэволюции, руководимой иными факторами. По этим представлениям, виды (или даже роды) в процессе эволюции остаются видами и, подымаясь в своей организации выше, входят в состав иных семейств и отрядов. Виды подымаются в своей эволюции «сквозь» семейства, отряды и классы. При крайнем развитии таких взглядов палеонтолог Г. Штейнман (G. Steinmann) полагал, что все отряды млекопитающих с их родами и видами произошли независимо от соответствующих групп рептилий, например киты произошли от ихтиозавров. Сторонники таких воззрений приписывают огромную роль параллелизмам в развитии и пытаются доказать полифилетическое происхождение любой современной группы организмов.

Здесь можно лишь упомянуть, что у нас нет никаких указаний на существование двух независимых эволюционных процессов.

Вся эволюция совершенно очевидно подчиняется от начала до конца единым закономерностям, хотя и многообразным в своем выражении. В процессе эволюции изменяются только конкретные живые существа — особи как представители популяций и видов. В процессе эволюции видов, относящихся к одному роду, изменяется, конечно, и характеристика этого рода. Это не значит, что эволюция родовых признаков идет иначе, чем эволюция видовых, тем более что и такое разделение признаков может быть только условным.

2. ВИДООБРАЗОВАНИЕ И РАСХОЖДЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ПО СОВРЕМЕННЫМ ДАННЫМ

> Новые и усовершенствованные разновидности будут неуклонно замещать и истреблять старые, менее совершенные и промежуточные разновидности; таким же образом виды делаются в значительной степени определенными и самостоятельными.
>
> Это стремление больших групп к разрастанию и расхождению в признаках, в связи с неизбежным сильным вымиранием, объясняет, почему все живые существа располагаются в группы, подчиненные другим группам, причем все оказываются включенными в небольшое число классов, господствовавших во все времена. Этот великий факт группировки всех органических существ в то, что мы называем естественной системой, абсолютно необъясним с точки зрения теории сотворения.
>
> Ч. Дарвин.

Теория естественного отбора Ч. Дарвина оказалась единственной теорией, которая дает вполне понятное объяснение своеобразной группировке живых организмов — существованию явных границ между видами, их последовательному подчинению более крупным таксономическим единицам — родам, семействам, отрядам, классам и типам — и наличию

все более значительных разрывов между высшими таксономическими единицами.

Как особо отметил К. А. Тимирязев, ни одна теория, кроме теории Дарвина, не могла дать удовлетворительного объяснения этим явлениям, и лишь эта теория не только сделала понятным такое иерархическое распределение, но показала даже его необходимость: «Одним из неотразимых логических выводов учения о естественном отборе является . . . объяснение стремления органического мира к разнообразию и к одновременному уничтожению промежуточных звеньев между этими бесконечно разнообразными формами».

«Если органические формы произошли путем естественного отбора, то отсутствие переходных форм есть явление не только возможное, но необходимое».

Изменчивость элементарная, индивидуальная и групповая

Выше мы уже рассмотрели элементарные формы изменчивости в виде мутаций и их комбинаций. Эти изменения характеризуются своими нормами реакций как на внутренние факторы развивающегося организма, так и на факторы внешней среды, с которыми ему приходится взаимодействовать. Поэтому на наследственные изменения наслаиваются еще и ненаследственные изменения, т. е. модификации, обусловленные теми или иными внешними факторами. Все эти изменения, вместе взятые, составляют основу индивидуальной изменчивости фенотипа. В борьбе за существование соревнуются особи, глубоко различающиеся как по своей наследственной структуре, так и по ее фенотипической реализации. И именно признаки фенотипа имеют решающее значение в этой борьбе. Естественный отбор идет только по фенотипам. Так как, однако, фенотип является выражением свойств генотипа при данных условиях его развития, то отбор по фенотипам неизбежно ведет и к отбору генотипов. Объектом этого отбора являются во всяком случае не отдельные мутации и не отдельные признаки организации, а особи в целом со всеми их индивидуальными особенностями. Так представлял себе механизм естественного отбора и Ч. Дарвин.

При половом размножении организмов определенного вида обычно происходит их скрещивание и создание, таким образом, все новых, по сути неповторимых комбинаций. Любые новые мутации распространяются в потомстве скрещивающихся особей, пока не достигнут известного уровня концентрации. В результате все наследственные особенности распределяются при свободном, ничем не ограниченном скрещивании особей (при панмиксии) во всем населении данного вида совершенно равномерно.

Полная свобода скрещивания, однако, фактически невозможна как по внешним, так и по внутренним причинам. При расселении вида на известном пространстве скрещивание происходит между особями, которые фактически могут встретиться, т. е. обитающими не слишком далеко друг от друга. Для медленно передвигающихся животных, каковы, например, моллюски, или для растений, опыляемых насекомыми, это очень небольшие расстояния. Для растений, пыльца которых переносится ветром и для подвижных животных (особенно для птиц) это могут быть и большие, но все же ограниченные расстояния. Во всяком случае даже если нет каких-либо физических преград, скрещивание происходит преимущественно между местными представителями данного вида. Кроме того, вследствие наличия индивидуальных различий в предпочитаемом местообитании, в поведении, во внешних признаках и в физиологических особенностях возможна некоторая избирательность скрещивания, т. е., например,

пыльца какого-либо растения будет быстрее прорастать на рыльцах одних особей того же вида, чем на рыльцах других, или самка птицы будет реагировать на пение одного самца больше, чем на пение другого.

Все это означает ограничение свободы скрещивания (ограничение панмиксии) и приводит вместе с распределением организмов по подходящим биотопам к локальным группировкам — к некоторому обособлению популяций, особи которых скрещиваются чаще между собой, чем с особями соседней популяции. Это нарушает равномерность распределения индивидуальных особенностей организации. Таким образом, уже само расселение особей в конкретных условиях существования приводит к неравномерному их распределению в пространстве, к локальному ограничению скрещиваний и частичному обособлению популяций. Наличие каких бы то ни было препятствий для расселения и для скрещиваний (частичная изоляция) приводит к углублению различий между соседними популяциями как вследствие случайных различий в исходном материале, так и в результате прямого влияния местных условий. Все эти факторы имеют случайный характер, и, однако, при обособлении отдельных популяций и особенно под влиянием родственных скрещиваний в небольших популяциях они несомненно могут привести к достаточно заметным различиям между группами особей, характеризующими отдельные популяции.

Таким образом, индивидуальная изменчивость фактически всегда проявляется по-разному в разных популяциях. Средняя характеристика одной популяции будет отличаться от средней характеристики другой популяции и от средней характеристики всего вида в целом. Индивидуальная изменчивость переходит, таким образом, в групповую изменчивость. Это происходит уже при простом расселении в силу самых различных случайностей ситуации. Однако еще гораздо большее значение имеет косвенное влияние условий существования. В различных местностях и в разных биотопах особи данного вида сталкиваются с разными факторами как неорганической природы (разные почвы, влажность, освещенность, температура и другие условия климата и микроклимата), так и живого населения (разная растительность и запасы жизненных средств, разные конкуренты, хищники и паразиты). Борьба за существование происходит в несколько иных условиях, естественный отбор принимает несколько иное направление, и это всегда приводит к дальнейшему нарастанию различий вследствие приспособления к местным условиям существования. Это несомненно является основным фактором, определяющим развитие групповых различий между особями одного вида организмов.

Таким образом, в результате случайных различий в исходном материале при разном его размещении в пространстве возникают локально различные соотношения между организмом и средой. Это означает различные условия борьбы за существование и разную направленность естественного отбора. Вследствие действия всех этих факторов нарушается равномерное распределение вариантов в панмиктическом виде. Варианты распределяются группами. Каждая популяция отличается от соседней прежде всего по концентрации наследственных изменений (мутаций). С этим неизбежно связывается и увеличение качественных различий (выпадение одних мутаций и накопление других, а также специфические комбинации).

Так внутри вида дифференцируются группы особей со своими особенностями структуры, функций, реакций и поведения. Индивидуальные изменения перераспределяются и служат основой для возникновения различий между группами особей. Такая групповая изменчивость является первой стадией образования новых форм. Она служит основой для разбивки вида на местные популяции и географические расы. При достижении значительной плотности населения определенного вида отдельные особи и

группы особей размещаются в различных биотопах и экологических нишах, приспособляясь к различным почвам, разным условиям освещения и влажности, специализируясь на добывании различного пищевого материала и т. д. Таким образом, вид распадается на экологические формы (экотипы). При таком географическом (рис. 120) и экологическом (рис. 122) распределении особей одного вида по группам, находящимся в различном положении, борьба за существование неизбежно принимает новые формы.

Различное направление естественного отбора ведет к постепенному развитию и углублению различий между морфологическими и физиологическими признаками особей, входящих в разные географические или экологические группы. Неизбежным следствием этой дифференциации будет прогрессирующее расхождение признаков вплоть до образования ясно обособленных видов, занимающих определенные географические области распространения и определенные места в экономии природы (экологические ниши).

Значение географической изоляции

Основой географической изоляции является расселение, т. е. стремление занять новые территории. Всякий широко распространенный вид неизбежно разбивается на отдельные, частично обособленные группы особей — местные популяции. В случае большой подвижности особей эта обособленность может быть мало выражена. У малоподвижных или отчасти неподвижных форм изоляция сказывается резче. Поэтому резуль-

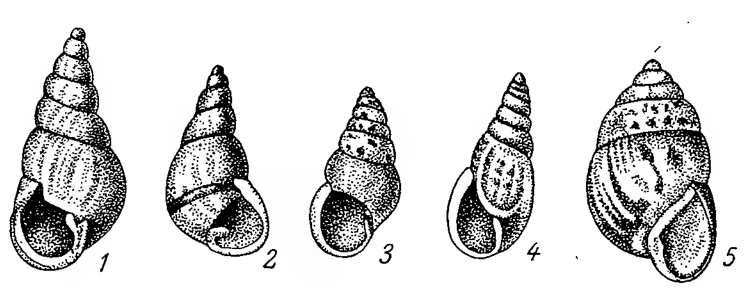


Рис. 117. Представители моллюсков семейства Achatinellidae Гавайских островов. (Из Гессе и Дофлейна).

1 — *Partulina dwightii*; 2 — *Achatinellastrum mighelsiana*; 3 — *Laminella helvina*; 4 — *Newcombia perkinsi*; 5 — *Amastra bullata*.

таты изоляции яснее всего выявляются на тех растениях, которые не обладают средствами для широкого разноса семян, и на малоподвижных животных, как например на наземных моллюсках. Неудивительно поэтому, что теория географической изоляции (миграционная теория) была разработана в особенности на моллюсках (известные исследования Гулика). На Гавайских островах имеется множество наземных улиток, но большинство их относится к одному семейству Achatinellidae (рис. 117). Эндемичный род *Achatinella* распадается на 200—300 видов и более 1000 подвидов, обладающих каждый своим ограниченным ареалом распространения. Так, на острове Оаху имеется 25 видов, распространение которых ограничивается одной долиной для каждого вида. Долины покрыты влажными, тенистыми лесами, в которых и держатся улитки. Невысокие гребни, разграничивающие отдельные долины, на которых лес прерывается или становится более редким, оказываются вследствие большой сухости почвы уже почти непроходимыми для этих моллюсков. Популяции отдельных долин в какой-то мере изолируются. Некоторая миграция, конечно, возможна, и именно она привела в свое время к заселению этих островов.

Изоляцию форм в отдельных долинах нельзя считать полной, но все же она оказалась достаточно эффективной и привела к явной дифференциации, к определенному разграничению форм. Для *Achatinella mustelina* (D. Welch) описано более сотни морфологически хорошо выраженных рас в горах на острове Оаху. Эта дифференциация является результатом процесса естественного отбора, протекавшего на случайно несколько различном материале и в несколько различных условиях борьбы за существование. Здесь, следовательно, изоляция на очень небольших пространствах и при почти идентичных условиях существования все же привела к дивергентной эволюции и богатому видообразованию. Мы должны подчеркнуть значение случайного выделения небольшой группы особей, заселяющих затем известную территорию. Небольшая группа особей, а тем более единичные особи будут, как правило, отличаться в своих признаках от средней нормы, характерной для исходной популяции, так же как и вообще любая особь обладает своими индивидуальными особенностями. В случае ее изоляции она дает начало местной популяции, отличающейся в среднем от остальных популяций данного вида. Несколько отличные взаимоотношения с внешней средой приведут через процесс естественного отбора и к дальнейшему расхождению с исходной формой и другими ее популяциями.

Гулик один из первых обратил внимание на дифференцирующее значение случайного выделения небольшой группы особей — будь то через миграцию или через неизбирательное истребление большинства особей данной популяции. Однако, выдвигая изоляцию как основной фактор эволюции, он недооценивал значение естественного отбора, впадая при этом в противоречие с собственными выводами. Гулик отрицает ведущее значение естественного отбора, потому что расхождение в признаках различных улиток, живущих в соседних долинах острова Оаху, произошло, несмотря на идентичность климата и прочих условий существования (та же растительность и те же враги). Здесь повторяется обычная ошибка и других авторов, относящих естественный отбор к внешним факторам. На самом деле естественный отбор определяется борьбой за существование, т. е. взаимодействием организма с внешней средой. В данном случае и популяция несколько отлична; да и среда, конечно, не идентична. Поэтому естественный отбор принимает различное направление в различных популяциях улиток. Сам Гулик, подчеркивая значение изоляции, обращает особое внимание на то, что в процессе естественного отбора решающее значение имеет не столько активность внешней среды, сколько различные формы активности самого организма, по-разному использующего эту среду. Если же различные группы организмов относятся по-разному даже к идентичной среде, то естественный отбор в изолированных группах особей всегда даст различный результат, т. е. приведет к дальнейшей дивергенции форм, как это и произошло с улитками Гавайских островов.

Сходные исследования были проведены и на других островах. Так, Г. Крэмптон (H. Crampton) изучил распространение различных форм улиток *Partula* на острове Таити (Полинезия). Среди них встречаются формы с раковинами, завернутыми направо и завернутыми налево в различном соотношении в разных популяциях, ограниченных опять-таки в своем распространении отдельными долинами (или несколькими соседними). Автор рассматривает этот признак как безразличный и поэтому полагает, что соотношение между правозавитыми и левозавитыми формами не продиктовано отбором. Однако исследования Г. Ф. Гаузе и Н. П. Смарагдовой над другим объектом — *Fruticicola lantzi* — показали, что это вовсе не безразличный признак. Выявилось, что правозавитые и левозавитые особи резко отличаются по жизнеспособности, т. е. по своей физиологической конституции. Левозавитые улитки оказались менее жизне-

способными. В разных условиях значение этих особенностей могло быть различным. В рассуждениях Крэмптона ясно проявляется недооценка коррелятивных связей. Вообще само существование безразличных видовых признаков должно быть взято под сомнение: в огромном большинстве случаев они являются лишь побочным выражением других, гораздо более существенных морфологических и физиологических особенностей организации. Это ясно видно на мутациях дрозофилы. Если последние обнаруживают столь различную жизнеспособность в искусственных культурах, то это зависит не от формы крыла, цвета тела или расположения и числа щетинок. Это все лишь внешние выражения гораздо более глубоких морфологических и физиологических различий. Поэтому нужно с большой осторожностью относиться к указаниям систематиков на то, что малые систематические группировки различаются в основном по индифферентным признакам. Даже обычные внешние различия отдельных видов, как форма и окраска, далеко не всегда безразличны. Они могут быть связаны с другими, гораздо более существенными признаками. Однако, кроме того, они и сами могут иметь известное, нами еще не разгаданное значение. Мы лишь редко имеем достаточно полные знания биологических взаимоотношений организмов, чтобы давать верную оценку большинству внешних признаков.

Во всяком случае широкое распределение вида ведет к установлению некоторых различий между местными популяциями, и мы не можем утверждать, что эти различия имеют случайный или индифферентный характер. Случайными являются иногда лишь первоначальные особенности новых популяций в момент их зарождения (путем заноса или активной миграции отдельных особей). На основе случайных различий в дальнейшем всегда происходит направленное их углубление в результате действия естественного отбора, определяемого устанавливающимися соотношениями между данным организмом и окружающей его средой.

Значение пространственной изоляции для внутривидовой дифференциации выступает особенно ярко у таких малоподвижных животных, как моллюски. Однако она несомненно играет главную роль и в начальных фазах расхождения у наиболее подвижных животных, как насекомые, рыбы, млекопитающие и птицы. Известная степень оседлости свойственна почти всем животным. Поэтому расселение на больших пространствах приводит и у птиц к относительной изоляции более удаленных популяций.

Хорошим примером, иллюстрирующим значение географической изменчивости при внутривидовой дифференциации и видообразовании, является большая синица (*Parus major*), широко распространенная в Европе и Азии. Первоначально было известно 3 подвида большой синицы: типичная *P. m. major* Евразии, заметно отличная форма с серой спинкой — *P. m. cinereus* — в Индонезии, Индии и Бирме и форма с зеленой спинкой, но белым брюшком — *P. m. minor* — в Японии, Корее и Китае. По мере дальнейшего изучения распространения большой синицы найдено множество других форм — на островах Средиземного моря, на Балканах, в Малой Азии и в Средней Азии. В общем, описано не менее 33 подвидов. Типичный европейский подвид дает на юге еще и ряд отличимых рас. Все эти подвиды свободно скрещиваются на грани своих ареалов и представляют, следовательно, единый круг форм (Rassenkreis, по Реншу) в пределах вида. Образовались, по-видимому, и некоторые устойчивые гибридные популяции. Гибридной популяцией считается *P. m. intermedius*, связывающий сероспинных синиц Индии с иранскими расами европейской синицы. Точно так же считается гибридной и широко распространенная в Южном и Центральном Китае *P. m. commixtus*, промежуточная форма между сероспинной формой Южной Азии и бело-

брюхой формой Маньчжурии и Западного Китая. Если это даже не гибридная популяция, а самостоятельная раса с промежуточными признаками, как и многие другие расы большой синицы, то во всяком случае она свободно скрещивается с соседними подвидами и дает переходные популяции. Однако в районе Амура, где встречаются типичная евразиатская *P. m. major* и наиболее северные популяции белобрюхой *P. m. minor* и занимают одну и ту же область в долине верхнего течения Амура, оба вида сосуществуют рядом и между собой не скрещиваются. Следовательно, крайние формы политипического вида *P. major* ведут себя уже как вполне обособленные, разные виды.

Североевропейские чайки *Larus argentatus* и *L. fuscus* живут вместе, как хорошие виды. Однако в действительности это лишь перекрывающиеся конечные звенья огромного циркумполярного круга форм, состоящего из целого ряда подвидов.

Непрерывная внутривидовая изменяемость

Для активно или пассивно расселяющихся организмов, не разделенных непроходимыми преградами на вполне изолированные популяции, различия имеют вначале характер непрерывных географических изменений (в пределах вида). Примером такой непрерывной географической изменяемости могут служить улитки *Cerion* (рис. 118) на Багамских островах (Вест-Индия). На острове Нью-Провиданс они постепенно и закономерно изменяются в направлении с запада на восток. Западные формы белые и ребристые; восточные — слабо ребристые или почти гладкие и пигментированные. Все они связаны совершенно непрерывными переходами, дающими полный ряд промежуточных форм между обеими крайними формами. Изменения, по-видимому, связаны с различиями в климате, на востоке более дождливом. Более толстая белая раковина западных форм, очевидно, лучше защищает тело от чрезмерного нагревания на солнце (Плате).

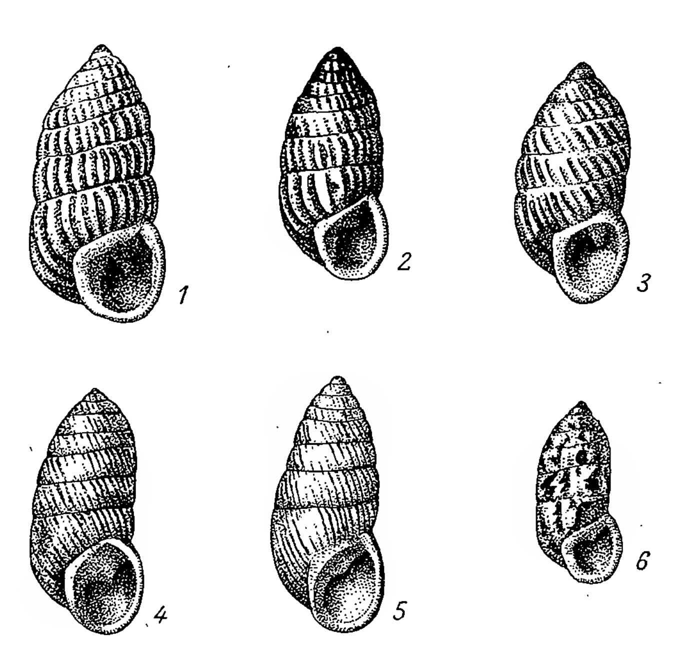


Рис. 118. Локальные формы моллюска *Cerion glans* на Багамских островах. (По Плате).

1—4 — постепенный ряд изменений форм, живущих на северном побережье острова Нью-Провиданс в направлении с запада на восток; *5* — форма южного берега; *6* — *Cerion laeve* — форма, живущая на лежащем далее на восток острове Элеутера.

Некоторые эндемичные байкальские моллюски имеют прибрежное распространение вокруг всего Байкала на песчаных или песчано-илистых грунтах, разделяясь каменистыми грунтами на частично изолированные популяции. Соседние популяции неразличимы и, однако, образуют все вместе целую цепь различных форм. Так, *Choanomphalis maacki* (семейство Planorbidae) имеет в юго-западной части Байкала очень высокую, почти башневидную раковину. Дальше на запад и север раковина становится более низкой и широкой. Вдоль всего северо-восточного побережья раковина совсем плоская, с широким пупком. На юго-востоке она вновь преобразуется в высокую (М. М. Кожов). Таким образом, здесь имеется настоящее кольцо форм.

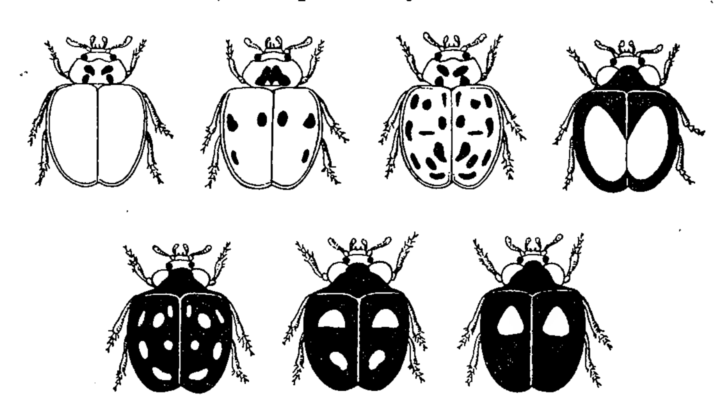


Рис. 119. Типы окраски у разных особей одного вида божьих коровок (*Harmonia axyridis*). (По Добжанскому).

В различных географических зонах популяции этого вида характеризуются определенным численным соотношением особей различной окраски.

Иногда географические различия выражаются в постепенной смене числовых соотношений различных типов окраски особей данных популяций. В этом случае одни и те же наследственные формы входят в состав отдельных популяций данного вида в различном процентном соотношении. Таково, например, географическое распределение божьих коровок с разными типами окраски (*Harmonia axyridis*, рис. 119, и другие виды Coccinellidae). В этих случаях мы не знаем значения различий в окраске. Однако тогда, когда объекты лучше изучены, приспособительный характер различий между географическими формами выражается часто вполне ясно.

Примером непрерывной географической изменяемости может служить прострел — *Anemone pulsatilla*, изученный Циммерманом. Это растение дает непрерывный ряд форм, закономерно изменяющихся в направлении с запада на восток Европы (рис. 120). На западе оно обладает тонко рассеченными и разбросанными листьями и поникшими цветами. На востоке у него более грубо рассеченные, стоячие листья и стоячие цветы. Этот комплекс изменений связан с обилием дождей на западе и засушливостью Восточной Европы. Положение листьев способствует стеканию дождевой воды к корневой системе у восточных форм и, наоборот, разбрызгиванию воды — у западных. Поникшее положение цветов предохраняет их от смывания пыльцы дождевой водой. Степень рассеченности листьев связана

с различной интенсивностью транспирации. Мало рассеченные листья восточной формы испаряют заметно меньше воды, чем сильно рассеченные листья западной формы (что доказано измерением транспирации в одинаковых условиях опыта). Приспособительность различий совершенно ясна, но вместе с тем местные расы образуют еще совершенно непрерывный ряд форм в пределах одного вида.

Точно так же постепенный ход изменений установлен В. В. Алпатовым для домашней пчелы. При переходе с севера на юг можно отметить уменьшение общих размеров, удлинение конечностей и удлинение хоботка. Последнее связано, очевидно, с использованием других цветов с более глубокими нектарниками.

Аналогичные исследования, сопровождавшиеся также генетическим анализом, были проведены в большом масштабе Гольдшмидтом над непарным шелкопрядом (*Porthetria dispar*). Этот вид обладает широким распространением в Европе и Азии и распадается на много географических рас, связанных между собой всевозможными переходами. Они различаются по общей величине, развитию пигментации и другим признакам, а также и по своему жизненному циклу. Здесь совершенно ясно видна приспособительность расовых различий по отношению к местным условиям климата. Северные и горные популяции обладают более быстрым эмбриональным развитием и более коротким периодом личиночного развития соответственно более короткому периоду вегетации, чем южные расы. Все это показывает ведущее значение приспособительных признаков в эволюции даже самых небольших расовых различий.

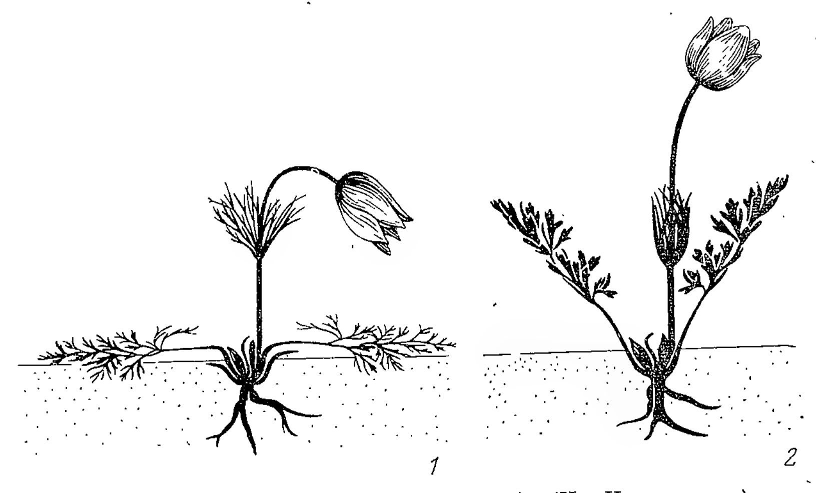


Рис. 120. Прострел (*Anemone pulsatilla*). (Из Циммермана).

1 — западная форма ssp. *germanica*; 2 — восточная форма ssp. *grandis*. Различия географических форм имеют наследственный характер и являются приспособительными к условиям климата.

Такие совершенно непрерывные изменения могут быть связаны не только с географическим, но и с экологическим расхождением. На границе географических и экологических форм находятся разнообразные расы люцерны, изученные Е. Н. Синской на Кавказе. На горных лугах Балкарии и Карачая встречается типичная *Medicago glutinosa* (рис. 10) с опушенными, спирально закрученными плодами (бобами). Эти признаки выражены наиболее резко на более значительных высотах. При переходе на ниже лежащие луга опушение теряется и плод раскручивается. *M. glutinosa* постепенно переходит в типичные формы *M. falcata*, которые в степи, на границе гор, обладают прямыми и голыми плодами.

Рано или поздно такая начинающаяся дифференциация целого вида ведет к разрывам, к обособлению групп (популяций), т. е. к исчезновению переходов между ними. Это происходит в силу межгрупповой конкуренции в области соприкосновения различных форм, совпадающей, конечно, с более ясными географическими или экологическими (если они имеются) границами. Непрерывная географическая или экологическая дифференциация переходит вследствие вытеснения промежуточных форм в прерывистую: «. . . состязание будет всего ожесточеннее между формами, наиболее между собою близкими по строению, складу и образу жизни. Отсюда все промежуточные формы — между ранними и более поздними, или, что все равно, между менее совершенными и более совершенными формами того же вида, а равно и родоначальная видовая форма — будут обнаруживать стремление к вымиранию» (Дарвин).

Прерывистая внутривидовая изменяемость

Непрерывная географическая изменяемость форм со временем всегда переходит в прерывистую изменяемость. Непрерывные ряды форм неизбежно распадаются на все более обособленные популяции местных форм (рис. 123, 124). Так создаются географические расы, которые по мере углубления различий между ними приобретают значение подвидов и видов. В этом обособлении географических форм установлено ведущее значение приспособительных признаков и, следовательно, естественного отбора. Под знаком межгрупповой конкуренции идет затем дальнейшее расхождение признаков.

Однако внутривидовая изменяемость может и с самого начала, в момент своего возникновения, иметь прерывистый характер. Это относится ко всем случаям заноса отдельных особей в новые условия существования, где они сразу дают начало обособленной популяции, эволюция которой с этого момента идет своими собственными путями. То же самое имеет, однако, место и в отношении многих экологических и физиологических различий, которые могут возникать на основе известного внутрипопуляционного полиморфизма.

В этом отношении имеет значение и модификационный полиморфизм. Расселение такого вида на широком пространстве с различными условиями почвы и климата может дать начало довольно постоянным местным модификациям, которые в дальнейшем, через процесс стабилизирующего отбора, могут приобрести значение наследственных форм (рис. 109, 120). Обыкновенная пастушья сумка (*Capsella bursa pastoris*), занесенная человеком на высокогорные пастбища Малой Азии, приобрела здесь типичный характер альпийского растения, с глубоко проникающими корнями, низким стеблем и обильным опушением. Кроме того, она имеет красноватые цветы. Все эти изменения могут быть получены как модификация обыкновенной долинной формы при высеве ее в горах. Однако сеянцы новой малоазиатской горной формы сохраняют некоторые свои признаки (короткий стебель) и при высеве в долине. Новая форма приобрела уже известную устойчивость. Она резко отлична от исходной формы, невзирая на исключительно недавнее ее возникновение.

У большинства растений поверхность листьев, их строение, опушение, толщина кутикулы и численность устьиц легко подвергаются довольно резким модификациям в зависимости от интенсивности освещения. Возможно развитие световых и теневых листьев (рис. 109, 122). В частности, обе реакции хорошо выражены у вербейника *Lysimachia vulgaris*. Однако теневые формы листьев *L. nummularia* и *Dactylis glomerata* сохраняли свои характерные признаки и при длительной культуре на солнечном месте.

Здесь модификация превратилась в новую наследственную форму. Таким образом, в результате приспособительной модификации организм может заселить новую местность и дать начало целой популяции модифицированных особей. Однако рано или поздно такая популяция превращается в новую форму со своей нормой реакций (рис. 120, 122). В этом преобразовании решающую роль играет все же естественный отбор.

В других случаях новые формы возникают на основе резерва внутривидовой наследственной изменчивости. И эта изменчивость может приобрести значение явно выраженного генетического полиморфизма (гетероморфизма). В таком случае дифференциация вида может идти на основе преимущественного отбора одних форм в одних местностях или экологических условиях и других форм в других местностях и иных условиях (как мы это видели на примере различных божьих коровок, рис. 119). Во всех случаях пространственной изоляции родственные виды обособляются в разных местах, они имеют разную родину и потому называются аллопатрическими.

Экологическая изоляция

Экологическая изоляция обязана своим возникновением также расселению и стремлению занять новые экологические ниши в пределах прежнего ареала распространения.

Экологическое обособление животных определяется расхождением в питании и пищевой специализацией, распределением по различным почвам, обладающим разной растительностью (лесные, степные, пустынные формы и т. п.), расхождением по образу жизни (дневному, ночному), по вертикальному распределению на суше (в земле, на ее поверхности, на кустарниках и деревьях и т. п.) или в воде (донные и нектонные организмы и т. п.) и в особенности по их отношению к другим организмам, т. е. по месту (экологической нише), занимаемому в том или ином биоценозе (рис. 122).

Обычная в лесах Молдавии желтогорлая лесная мышь (*Sylvimus flavicollis*) перешла в южной, степной части той же Молдавии на совершенно другое питание. Если лесные популяции питаются семенами древесных пород (желуди дуба, орешки лещины и бука, семена липы, клена и др.), то степная популяция перешла полностью на питание злаками (главным образом зернами пшеницы), а летом и осенью в значительной мере виноградом. Эта популяция отличается уже и некоторыми морфологическими признаками — меньшей величиной и иной формой черепа (И. Ф. Андреев).

Обыкновенные европейские белянки — капустница (*Pieris brassicae*), репница (*P. rapae*) и брюквенница (*P. napi*) различаются несколько по строению яиц и по их кладкам (у капустницы — группами, а у репницы и брюквенницы — поодиночке). Гусеницы отличаются по поведению (у капустницы стадный образ жизни, у брюквенницы — одиночный), по окраске и по предпочитаемой пище. Капустница и репница кормятся главным образом на культурных крестоцветных, брюквенница — почти исключительно на диких видах. Вероятно, обособление этих еще очень близких, но меж собой не скрещивающихся видов обусловлено экологическими факторами, и прежде всего пищевым расхождением на личиночных стадиях развития.

Такое обособление имеет большое значение в процессе дифференциации особей одного вида и является источником обычного расхождения признаков и видообразования при отсутствии географического разделения. Оно приводило иногда, на отдельных островах и в обособленных водоемах, к образованию больших групп родственных эндемичных форм. Очень

показательна в этом отношении фауна озера Байкал. Одних бокоплавов — гаммарид (Gammaridae) там до 230 видов; из 37 родов 36 эндемичны (рис. 121). Значение этих цифр станет яснее, если указать, что в пресных водах вне Байкала известно лишь 32 рода. Кроме того, в Байкале имеется около 80 видов планарий, и все они эндемичны. Известно 49 видов олигохет, из них 40 видов эндемичны. Имеется много эндемичных рыб, относящихся к подотряду бычков-подкаменщиков Cottoidei: два эндемичных подсемейства, Cottocomephorinae с 12 видами в 5 родах и Abysscottinae с 12 видами в 3 родах, а также эндемичное семейство глубоководных рыб-голомянок Comephoridae с 1 родом, включающим 2 вида, произошедшее,

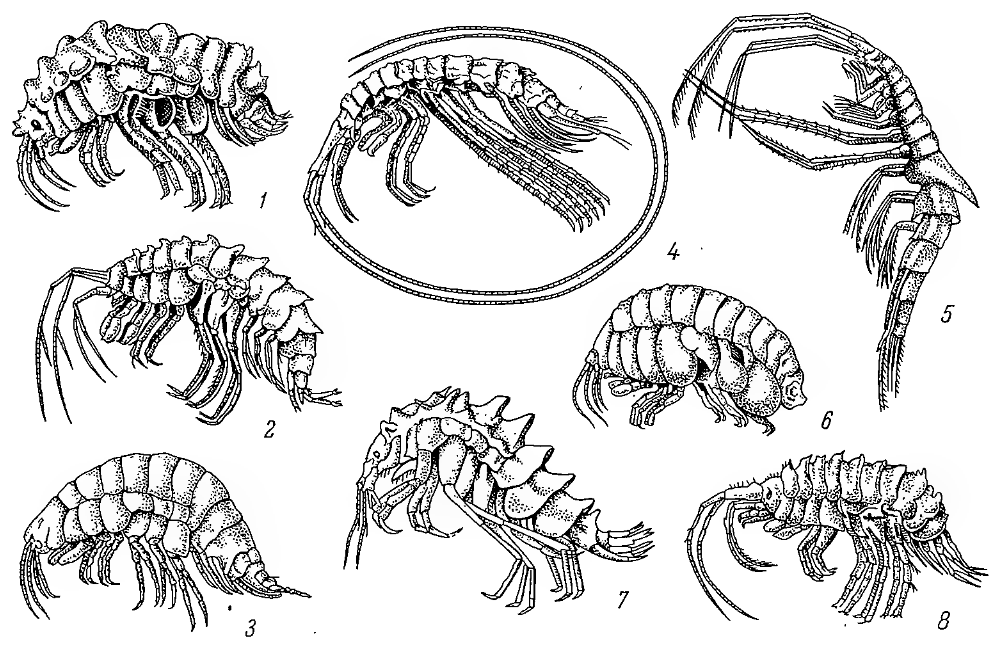


Рис. 121. Байкальские бокоплавы. (По А. Я. Базикаловой).

1 — *Brandtia latalata*; 2 — *Parapalassea lagowskii*; 3 — *Ommatogammarus albinus*; 4 — *Garjajewia sarsi*; 5 — *Macrochectopus branickii*; 6 — *Gammarosphaera insularis*; 7 — *Acanthogammarus victorii*; 8 — *Spinacanthus parasiticus*.

Множество эндемичных видов бокоплавов Байкала (31 род и до 250 видов) образовалось из немногих попавших сюда исходных форм.

по-видимому, от одной из форм подсемейства Cottocomephorinae (Д. Н. Талиев). Интересно, что адаптивная радиация бычков-подкаменщиков протекала параллельно дифференциации экологических форм у бокоплавов (Gammaridae), которые служат для них основным пищевым материалом (Д. Н. Талиев и А. Я. Базикалова). Расхождение имеет, следовательно, в обоих случаях экологическую основу.

При богатейшем многообразии видов фауна Байкала, однако, очень бедна по числу семейств. Это показывает, что в данный водоем после его образования занесено небольшое число форм, но они попали здесь в благоприятные условия существования, сильно размножились и дали начало всему этому разнообразию.

То же самое произошло в озере Танганьика (в Африке). Здесь имеется, например, около 80 эндемичных видов рыб одного семейства Chromidae. Нередко наблюдается большое разнообразие близкородственных эндемиков и на островах. Так, например, на острове Св. Елены из 39 родов живущих там жуков 25 родов эндемичны, и в каждом из них имеется ряд

видов. О моллюсках мы здесь не говорим, так как для этих малоподвижных животных и на островах возможна пространственная изоляция в отдельных долинах.

Во всяком случае в процессе обособления экологических форм решающее значение имеют также различия приспособительного характера (рис. 120). Исследования Турессона показали, что формы растений, связанные с разными почвами, условиями освещения и другими факторами среды, различаются признаками приспособительного характера и что эти различия чаще всего оказываются наследственными. Такие зарождающиеся внутри вида новые формы Турессон назвал экотипами (рис. 122).

У растений, семена которых не разносятся ветром или животными на большое расстояние, распределение по различным почвам или в различных

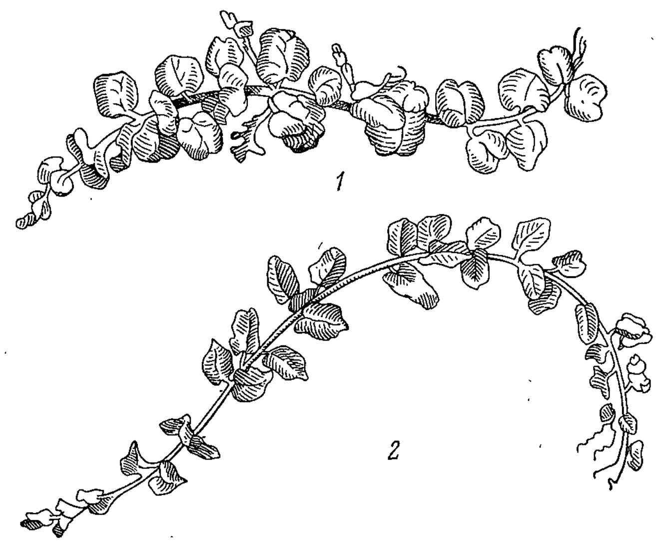


Рис. 122. Экотипы вербейника (*Lysimachia nummularia*). (По Турессону).

1 — лесная форма; 2 — пастбищная (световая).

фитоценозах может иметь и изолирующее значение. Еще резче сказывается изоляция при преобладании вегетативного размножения, или апогамии.

Изоляция может поддерживаться и деятельностью насекомых-опылителей. Так, например, два вида львиного зева *Antirrhinum majus* и *A. glutinosum* в культуре скрещиваются без труда и дают вполне плодовитое потомство. Между тем, высеянные на свободе, они не дают и 3% гибридов. Наблюдение показало, что это определяется опыляющей деятельностью пчел. Каждая пчела посещает всегда цветы либо одного, либо другого вида (Матер). Здесь расхождение в признаках растения сопровождается, очевидно, расхождением в инстинктах его опылителей, т. е. с самого начала выявляется взаимность их приспособления.

Американские исследования внутривидовой дифференциации у грызунов *Perognathus* (S. Benson) и *Peromyscus* (F. Sumner) также показали приспособительное значение местных форм, различающихся по окраске. Светлые формы оказались приуроченными к светлой песчаной почве, а темные расы встречались на темной почве (лава).

Экологическое расхождение является, вероятно, также часто основой внутривидовой дифференциации у птиц. Расхождение по разным биотопам в поисках пищи не означает у птиц пространственной изоляции, так как птицы очень подвижны. Однако расположение гнездовий имеет

известное значение, так как птицы нередко ежегодно гнездятся в одних и тех же местах и передают свои семейные традиции потомкам. Последнее имеет большое значение, поскольку молодые птицы воспринимают характерные черты поведения, и в частности, например, особенности звуковой сигнализации и пения, если не всегда прямо от родителей, то обычно от своих ближайших родственников, гнездящихся поблизости. Это способствует скрещиванию родственных форм и выявлению генетических различий между разными популяциями, а небольшие различия в опознавательных признаках, в поведении, в голосах и особенностях пения могут послужить основой для физиологической изоляции. Обычные европейские виды синиц различаются не только по морфологическим признакам, но и по голосу, по местам гнездования, по предпочитаемой пище и т. п.

Образование экологических рас часто трудно отделить от пространственной дифференциации (например, в обособлении горных и долинных форм или при размещении по отдельным биотопам, в которых могут быть и экологические различия), и, по-видимому, начальные стадии внутривидовой дифференциации форм чаще определяются топографическим обособлением. Однако экологическое расхождение является по своей сущности более глубоким, чем географическая дифференциация, так как оно резче меняет взаимоотношения между организмом и средой. Во всех этих случаях скрещивание расходящихся форм несколько затрудняется вследствие их различного местообитания. В других случаях обособление может стать сразу еще более резким, например при расхождении во времени созревания половых продуктов или при так называемой физиологической изоляции.

Сезонное разделение размножения может рассматриваться как частный случай биологической изоляции, которая приводит к очень резкому и быстрому расхождению. Большое значение имеет несовпадение во времени развития и цветения у растений. Известны, однако, многие факты такого расхождения в его самых начальных фазах и у животных. Сезонное разделение произошло, например, у различных рас обыкновенной сельди, которая частью мечет икру весной в бухтах, частью — осенью на мелях более открытого моря (F. Heincke). Сезонные расы известны и для целого ряда пресноводных рыб из семейств лососевых, осетровых, карповых, а также у окуней, судака («яровые» и «озимые» расы, по Л. С. Бергу).

Такое расхождение во времени размножения возможно и в пределах одного и того же озера. В давно изолированном озере Охридском в Югославии имеется много эндемичных форм, которые несомненно на месте дифференцировались на экологические расы. Это установлено Станковичем (S. Stanković) в отношении эндемичных Triclada, Oligochaeta, Isopoda и Amphipoda. Так, например, *Gammarus ochridensis* образовал литоральную, сублиторальную и профундальную формы, различающиеся по времени размножения. Эндемичная форель распалась на три популяции, которые отличаются по морфологическим признакам, по местам нереста и по времени нереста (зимнего или летнего). То же самое в еще большем масштабе происходило в озере Байкал.

Из других животных обыкновенная креветка (*Crangon vulgaris*) известна в двух расах, еще не различимых по виду, из которых одна мечет икру весной, другая — осенью. От обычной прудовой лягушки (*Rana esculenta*) в Восточной Европе обособился вид (*R. ridibunda*) с несколько иным временем икрометания. Дубовый шелкопряд (*Lasiocampa quercus*) появляется в июле—августе, а его почти неотличимый подвид (*L. q. collunae*) — в мае—июне, так что скрещивание между ними почти невозможно. Бабочки *Agriodes thetis* и *A. coridon* различаются тем, что второй вид имеет один период размножения, лежащий по времени между двумя периодами размножения первого.

Во всех этих случаях скрещивание невозможно вследствие разного времени созревания половых продуктов. Однако нередки и другие препятствия для скрещивания лишь едва обособившихся групп. Если экологическое расхождение лежит в основе видообразования, то такие виды имеют общую родину и называются симпатрическими.

Физиологическая и генетическая изоляция

Физиологическая изоляция в случае своего возникновения ведет к быстрому и резкому расхождению новых форм. Под физиологической изоляцией разумеют различные органические препятствия для скрещивания новой формы с исходной. Иногда — это расхождения в строении копулятивных органов (очень часто у насекомых и у пауков) или даже простая разница в величине тела. Очень большое значение имеют различия в видовых отметинах и во вторичных половых признаках, связанные с различиями в половых инстинктах.

Так как в половом размножении подвижных животных основным является встреча особей разного пола, то исключительно большое значение приобретают органы чувств, с одной стороны, и опознавательные признаки, — с другой. Оплодотворение особей одного вида гарантируется при этом физиологической и генетической совместимостью половых клеток, а внутривидовое скрещивание — специфичностью опознавательных признаков. Чем выше развиты органы чувств, тем выше и роль опознавательных признаков. В особенности она велика у членистоногих и у позвоночных животных. Выражая одну из сторон взаимного приспособления полов, эти признаки приобретают первенствующее значение в поддержании жизни вида, а следовательно, и в его эволюции.

Опознавательные признаки бывают структурными, орнаментальными, включая иногда и яркие или пестрые окраски, если у данного вида хорошо развиты органы зрения (членистоногие, морские костистые рыбы, птицы). Они могут быть звуковыми (некоторые насекомые, бесхвостые амфибии, многие птицы и некоторые млекопитающие), или это характерные запахи, если хорошо развито обоняние (большинство млекопитающих). Во многих случаях это не одна категория признаков, а сложный их комплекс, включающий также специфические формы поведения и сложную сигнализацию оптическими и акустическими средствами (особенно у птиц). Об этих признаках и брачном поведении уже говорилось при рассмотрении теории полового отбора. В данной связи мы хотим отметить другую сторону явления — значение опознавательных признаков для видообразования, а следовательно, и для эволюции вообще.

Ограничение панмиксии путем различных форм изоляции является условием дифференциации, ведущей к возрастающему многообразию органических форм, к специализации и максимальному использованию жизненных средств. В процессе эволюции, и в особенности при возрастающей подвижности животных, все бóльшая роль падает на долю физиологической изоляции как важнейшего фактора, разделяющего вновь образовавшиеся виды. У высших животных с хорошо развитыми органами чувств физиологическая реакция на присутствие особей другого пола наступает уже на довольно значительном расстоянии и поэтому гарантирует максимальные возможности встречи и сближения особей разного пола. Нужно, однако, чтобы ясно воспринимаемые отличия разделяли особей уже самых близких видов, так как копуляция между такими особями привела бы по меньшей мере к снижению жизнеспособности (вследствие несовместимости двух разных сбалансированных генетических систем) и плодовитости. Результатом ошибок в распознавании особей своего вида может быть только естественный отбор тех особей, которые безошибочно узнают

особей другого пола своего вида и оставляют полноценное потомство. Не только особи данного вида должны быть отличимы от особей близких видов, но по возможности и особи одного пола должны быть отличимы от особей другого пола. Во многих случаях достаточными окажутся небольшие различия в поведении, в издаваемых звуках (пение птиц) или в окраске, чтобы отличить особей других, близких видов. Такая изменчивость поведения, окраски и голосов наблюдается и среди особей одного вида и подвида и может поэтому послужить предметом отбора при любых формах изоляции и привести к оформлению популяционных, расовых и, наконец, видовых признаков.

Так, например, серая ворона (*Corvus corone cornix*) в Крыму каркает иначе, чем в северной части Украины, хотя по внешности они неразличимы. Локальные различия в голосах установлены также у малиновок (*Erithacus rubecula*), у зябликов (*Fringilla coelebs*) и у многих других птиц. У подвидов одного вида некоторые отличия в голосах и в окраске наблюдаются уже как правило. Однако только у близких видов с налегающими ареалами имеются вполне оформившиеся различия в голосах (или в окраске) при нередко большом внешнем сходстве, как например у западного и восточного соловьев (*Luscinia megarhynchos* и *L. luscinia*). У близких и внешне весьма сходных пеночек *Phylloscopus trochilus* и *Ph. collybitus* песни самцов совершенно различны. То же относится и к близким видам пищух *Certhia familiaris* и *C. brachydactyla*. С другой стороны, основное значение опознавательных признаков нередко переходит к общей окраске и цветовым отметинам. Так, подвиды щеглов — седоголовый (*Carduelis carduelis carduelis*) и черноголовый (*C. c. brevirostris*) — имеют хорошо выраженные отметины на голове, но почти тождественные голоса. Близкие виды овсянки (*Emberiza citrinella* и *E. leucocephalos*) хорошо отличимы по окраске, но неразличимы по голосам. То же самое относится также к *E. melanocephala* и *E. bruniceps*. Различия в окраске выделяют также подвиды большой синицы. У воробьиных птиц, у куликов и пастушковых основное значение изолирующих факторов имеют все же обычно брачные песни и призывные звуки. Между тем у водоплавающих птиц и вообще у видов, населяющих открытые местности, ведущее значение приобретают цветовые и структурные различия.

Чем разнообразнее видовой состав населения, тем большее значение приобретают опознавательные признаки. Только яркие окраски и резко выделяющиеся видовые отметины позволяют избегнуть межвидового скрещивания у насекомых и птиц экваториального пояса, и только резкие звуки достаточно выделяются на фоне множества голосов тропического леса и могут обеспечить встречу особей разного пола и данного вида (при множестве видов численность каждого из них относительно низка). С другой стороны, бедная фауна островов, хотя бы и экваториального пояса, делает это многообразие окрасок и голосов совершенно излишним, и здесь (как и в умеренных климатах) преобладают малозаметные серенькие окраски, которые обычно являются результатом вторичной утраты яркого оперения.

В некоторых случаях сама адаптивная радиация форм ведет к заметным структурным различиям. Таковы, например, разнообразные формы клюва, связанные с пищевым расхождением у вьюрков (Geospizinae) Галапагосских островов. В таких случаях структурные различия приобретают одновременно и значение опознавательных признаков, используемых в брачных играх. Различия во вторичных половых признаках, в поведении и инстинктах имеют несомненно очень большое значение в возникновении половой изоляции. Наконец, и это, может быть, еще важнее, обыкновенно довольно рано развиваются такие различия в половых клетках, которые затрудняют оплодотворение или вызывают бесплодие потом-

ства. В этом отношении имеет большое значение возникновение хромосомных перестроек (генетическая изоляция). Новейшие исследования не только над растительными объектами, но и над животными показывают их значительную распространенность как в лабораторных опытах, так и в полевых культурах, и в природных условиях. Несомненно, такие перестройки лежат иногда в основе видообразования. В этом случае обычно сразу возникает генетическая изоляция вследствие бесплодия гибридов (невозможность конъюгации между хромосомами различного строения или различными их наборами и в связи с этим нарушения правильности редукционного деления).

У растений большую роль играет появление полиплоидов (стр. 173); у животных полиплоидия не имеет такого значения, но очень часто наблюдаются перестройки хромосом. Из них видообразовательное значение имеют, по-видимому, внутрихромосомные перестановки (повороты, перемещения и удвоения). Таким образом, возникают новые, генетически полностью изолированные популяции, которые в известных условиях могут получить некоторые преимущества перед исходной формой и занять свой ареал распространения или могут развиваться параллельно с ней, на той же территории, как самостоятельная систематическая единица при условии некоторого экологического расхождения.

Различные виды дрозофилы различаются именно такими перестановками (Добжанский), у них хорошо изучены пути возникновения генетической изоляции. У почти неразличимых североамериканских видов *Drosophila pseudoobscura* и *D. persimilis* изоляция находится лишь на начальных стадиях развития, и эти виды при низких температурах довольно легко скрещиваются (хотя дают потомство со сниженной плодовитостью). Был произведен опыт совместного культивирования обоих видов, причем все получавшиеся гибриды уничтожались. Уже через несколько поколений число образующихся гибридов значительно упало (с 35% до 5% и ниже). Это показывает возможность необыкновенно быстрого усиления половой изоляции в результате отбора (K. Koopman).

Подвиды европейского тритона *Triturus cristatus* отличаются друг от друга транслокациями. Гибриды между ними обладают сниженной жизнеспособностью и малой плодовитостью вследствие наличия анеуплоидных ядер и соответственных нарушений мейоза. Относящийся к тому же кругу форм *T. marmoratus* уже вполне обособлен. Гибриды между *T. cristatus* и *T. marmoratus* обычно гибнут и не доходят до метаморфоза. Редкие жизнеспособные особи (*T. blasii*) отличаются крупной величиной, но почти стерильны. В описанных случаях генетическая изоляция неизбежно привела к ясному морфологическому обособлению новых форм, и здесь она предшествует этому обособлению. При этом, как и при экологической изоляции, видообразование оказывается симпатрическим. Однако в громадном большинстве случаев физиологическая изоляция несомненно сопровождает морфологическую дифференциацию вида или даже следует за ней. Тогда она завершает процесс видообразования, а не зачинает его. Так смотрел на этот вопрос и Дарвин, который считал нескрещиваемость видов и бесплодие гибридов лишь побочным результатом процесса видообразования, во время которого изменяется и природа половых элементов, и строение воспроизводительной системы.

Роль изоляции в процессе эволюции и видообразования

Приписывая большое значение различным формам изоляции, мы все же не считаем ее необходимым условием для возможности эволюции. Без изоляции возможна эволюция всей системы вида во времени. Возможно

и образование новых видов «по вертикали» (палеонтологические виды). Вместе с Дарвином мы можем отметить, что «Изоляция также является важным элементом в процессе изменения видов посредством естественного отбора. В ограниченном или изолированном ареале, если он не очень велик, органические и неорганические условия жизни будут почти однородными, так что естественный отбор будет стремиться изменить все изменяющиеся особи того же вида в одном и том же направлении. Скрещивание с обитателями окружающих областей будет тем самым также устранено».

Основное значение руководящего фактора эволюции остается, однако, за естественным отбором.

Изоляция имеет принципиально иное значение. Дарвин правильно отмечал, что широкое распространение и большая численность вида являются условиями, благоприятствующими эволюции и видообразованию. Не только разнообразие внешних условий имеет здесь решающее значение. Кроме этого, увеличивается и абсолютное число возникающих наследственных изменений, а широкое скрещивание умножает разнообразие осуществляемых комбинаций и является условием, повышающим пластичность вида и определяющим возможность быстрой эволюции.

«Хотя изоляция имеет большое значение в образовании новых видов, тем не менее в общем итоге я склоняюсь к убеждению, что обширность ареала еще важнее, особенно в процессе образования видов, которые могли бы сохраниться на долгое время и широко распространиться. На большом и открытом пространстве не только увеличиваются шансы появления благоприятных изменений благодаря многочисленности особей того же вида, которых может прокормить эта площадь, но и самые условия существования гораздо более сложны вследствие многочисленности уже существующих видов; а если некоторые из этих многочисленных видов изменяются и улучшаются, то и остальные должны также улучшиться в соответствующей степени, иначе они будут истреблены» (Дарвин).

Типичное дарвиновское расхождение признаков не предполагает обязательного участия изоляции (хотя сам отбор включает особую форму изоляции переживающих особей от элиминируемых). Однако все виды изоляции ускоряют процесс такого разграничения. Изоляция в более ограниченных условиях существования легко ведет к специализации, к ограничению форм борьбы за существование одной лишь внутривидовой конкуренцией и к общему замедлению темпа эволюции.

Генетические основы видообразования

В конкретном изменении органических форм и в их дифференциации на новые группы организмов (местные и экологические формы, подвиды и виды) мы всегда ясно улавливаем ведущее значение приспособительных изменений и, следовательно, творческую роль естественного отбора.

Генетический анализ популяций, проводящийся в исследованиях последних лет, вскрывает нам более глубокие основы этой дифференциации: начальные, на глаз обычно неуловимые, этапы эволюционного процесса и значение узловых ее точек — фаз становления новых видов — как решающих поворотных моментов в процессе эволюции. Разделение на новые виды уже неизбежно ведет к дальнейшему их расхождению как самостоятельных единиц органического мира.

Анализ популяций дрозофилы вскрыл прежде всего их насыщенность мутациями, показал разную изменчивость (мутабильность) отдельных популяций, различное распространение определенных мутаций и, наконец, изменения генетического состава популяций как в пространстве

(в различных популяциях), так и во времени (в одной и той же популяции). Генетический состав популяций оказался весьма подвижным (мобильным). Изменяемость состава популяций вскрывает, с одной стороны, роль случайных явлений и, с другой стороны, направляющую роль естественного отбора.

Случайные явления (генетико-автоматические процессы). Мы уже неоднократно отмечали, что в малых популяциях большое значение приобретает скрещивание особей, состоящих в близком родстве друг с другом. Родственное скрещивание способствует выделению гомозиготных форм по многим признакам, что связано с утратой одних мутаций (они, как правило, гетерозиготны) и с полным выявлением других. В малых популяциях отдельные мутации, с одной стороны, легче теряются, но, с другой стороны, легче переводятся в гомозиготное состояние, в котором они приобретают свое полное выражение. Это приводит к тому, что изолированные малые популяции более однородны по своему составу, но всегда качественно различаются между собой, и эти случайные различия обусловливают разное направление их дальнейшей эволюции (пример — Achatinellidae Гавайских островов; см. рис. 117). С другой стороны, изменчивость малых популяций ниже и темп их эволюции незначителен. При полной изоляции они не имеют никаких данных выйти за пределы местной флоры или фауны — на широкую арену прогрессивной эволюции. Изолированные формы легко специализируются, но не имеют дальнейших перспектив.

«Если же изолированная площадь будет очень мала, потому ли, что она будет ограждена препятствиями, или потому, что она будет представлять слишком исключительные физические условия, общее количество ее обитателей будет мало, и это замедлит образование новых видов посредством естественного отбора, так как уменьшатся шансы на появление благоприятных изменений» (Дарвин).

Гораздо большее значение имеет в эволюции частичная изоляция отдельных популяций. Случайные различия обусловливают известную степень расхождения, но, с другой стороны, частичные миграции и скрещивания отдельных особей соседних популяций обеспечивают поддержание их изменчивости, а следовательно, и пластичности (мобильности) на достаточно высоком уровне.

Однако и в крупных популяциях естественная элиминация случайными факторами всегда ведет к утере многих мутаций, и поэтому единичные мутации не имеют шансов для распространения в популяции (если они не связаны с решающим преимуществом в борьбе за существование, что практически невозможно). Только постоянный процесс мутирования, связанный с многократным повторением одних и тех же мутаций, может дать необходимый материал для эволюции.

Это касается, конечно, и вида очень подвижного, ясно не разделенного на обособленные популяции.

Направленные процессы (естественный отбор в популяциях). Случайные различия состава отдельных популяций являются основой, с необходимостью ведущей к нарастанию этих различий под руководящим влиянием борьбы за существование и естественного отбора, так как у генетически несколько различных популяций и отношение организма к внешней среде будет несколько иным, даже и в том случае, если эта среда оказывается по сути одинаковой. Направление же отбора, как мы знаем, определяется не только свойствами среды и не качествами организма как такового, а конкретными соотношениями (взаимозависимостями), устанавливающимися между данным организмом (особями) и внешней средой (включающей и другие организмы и даже другие особи того же вида). Поэтому изоляция, хотя бы и частичная, всегда ведет

к расхождению признаков — к образованию экологических и географических форм в пределах вида. Частичная же изоляция дается уже самим фактом широкого расселения какой-либо формы. Скрещивание практически происходит лишь на небольших территориях, охватывающих область обычных миграций отдельных особей. В особенности это касается малоподвижных организмов.

Дальнейшая изоляция форм является неизбежным результатом самого естественного отбора. В этом смысле говорят иногда о «разрывающем» (disruptive) действии естественного отбора (Матер). Биологическое (экологическое) расхождение новых форм, идущее под знаком приспособления к различным условиям существования (например, пищевая специализация), определяется разным направлением естественного отбора. Такая более глубокая изоляция не предшествует эволюции, а является одним из ее выражений. Она не только обусловливает (вследствие различий в условиях существования) разное направление естественного отбора, но является в то же время и результатом естественного отбора, действующего внутри вида в разных направлениях, поскольку различные уклонения могут быть связаны с определенными преимуществами в борьбе за существование.

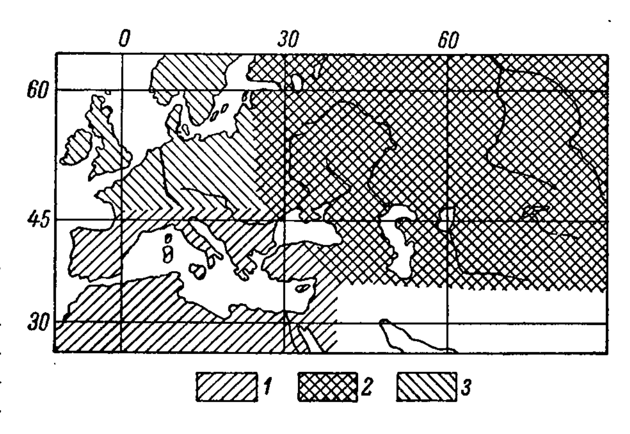


Рис. 123. Географическое распространение трех температурных рас дрозофилы (*Drosophila funebris*). 1 — средиземноморская; 2 — восточная; 3 — европейская.

Частичная изоляция популяций связана с ограничением обмена новыми изменениями (мутациями) в процессах скрещивания. В каждой популяции процесс мутирования, так же как и процессы случайной утраты и сохранения мутаций (генетико-автоматические процессы), идут по-разному, а затем естественный отбор приводит к преобладающему размножению иных комбинаций мутаций. Все это ведет к углублению генетических различий между частично обособленными популяциями.

Это углубление различий идет под знаком приспособления к местным условиям существования. Анализ различий между популяциями плодовой мушки дрозофилы, взятыми из местностей с различным климатом, показал их приспособленность к данным условиям температуры (рис. 123). Дрозофилы (*Drosophila melanogaster* и *D. funebris*) из Средиземноморской области и из Средней Азии обладают более высокой жизнеспособностью при высоких температурах; дрозофилы из северных областей Европы и Азии оказываются при низких температурах более жизнеспособными, чем южные формы. В Северной Америке другая дрозофила (*D. pseudoobscura*) образует две морфологически неразличимые формы, которые в течение длительного времени считались расами (*A* и *B*). Однако оказалось, что они образуют два хороших вида, и поэтому раса *B* была названа *D. persimilis* (Добжанский). Оба вида довольно широко распространены, и их ареалы частью перекрываются. *D. persimilis* живет в западной части Северной Америки и в горных местностях. *D. pseudoobscura* — во внутренних областях Соединенных Штатов, на западе и юге, переходя далее в область Мексики. *D. persimilis* обнаруживает более

высокую плодовитость при 14° и предпочитает более влажный климат. *D. pseudoobscura* более плодовита при 25°, и ей требуется более континентальный климат. Оба вида неразличимы по морфологическим признакам, но ясно различаются по форме у-хромосомы самца. При скрещивании гибриды мало плодовиты, и потомство обладает сниженной жизнеспособностью. *D. pseudoobscura* образует в Аризоне, местности с особенно жарким летом, расу, отличающуюся исключительной выносливостью к высоким температурам, так что ее можно было культивировать при температуре 28.5—29°, которой обычные *D. pseudoobscura* не выносят. Этот пример показывает ход приспособления к местным условиям и начальные этапы видообразования под влиянием естественного отбора.

Естественный отбор ведет к направленному накоплению мутаций. В большинстве случаев это точечные, или генные, мутации. Однако иногда к ним присоединяются и хромосомные перестройки. Накопление таких мутаций приводит к тому, что тонкая, а затем и более грубая структура хромосом в отдельных популяциях все более изменяется. Перестройки хромосом в отдельных популяциях, даже накопление одних лишь точечных мутаций, с течением времени неизбежно ведут к установлению таких различий в строении хромосом, что между гомологичными хромосомами различных популяций (местных форм) взаимное притяжение ослабляется или даже прекращается. Тогда конъюгация хромосом у гибридов, полученных путем скрещивания представителей разных местных форм (экологических или географических), затрудняется или становится невозможной. Нормальный процесс редукции числа хромосом нарушается, их распределение теряет свой закономерный характер, половые клетки недоразвиваются, и во всяком случае их строение (баланс хромосом) оказывается настолько нарушенным, что они даже при осуществлении оплодотворения не могут дать начала жизнеспособному организму. Гибриды оказываются бесплодными.

При сравнении структуры хромосом двух очень близких видов дрозофилы (*D. pseudoobscura* и *D. miranda*) видны весьма большие различия, несмотря на почти полную идентичность их размеров и общей формы (рис. 99).

Таким образом, неизбежное в процессе естественного отбора накопление малых изменений в структуре хромосом приводит со временем к таким различиям, что делает их конъюгацию невозможной. Скрещивание между разошедшимися формами прекращается или во всяком случае остается безрезультатным.

В случае расхождения двух форм (генотипов) неизбежно между ними наступает генетическая изоляция. Тогда мы говорим об образовании новых видов. При грубых хромосомных перестройках генетическая изоляция устанавливается очень быстро (иногда даже сразу), в случае накопления генных мутаций — медленно. Но в конце концов результат оказывается одинаковым. Наступление генетической изоляции нормально завершает процесс видообразования и является очень важным в процессе эволюции, так как начиная с этого момента популяция приобретает значение действительно самостоятельной единицы, которая свободно конкурирует с другими равноправными единицами, не будучи ограничена какими-либо условиями распространения. Все иные формы изоляции теряют свое прежнее значение.

После установления физиологической и генетической изоляции новые виды могут распределяться в одной и той же области, в одних и тех же условиях, свободно конкурируя в одних и тех же биотопах, не скрещиваясь между собой, но вытесняя другую форму в тех условиях, где эта последняя оказывается менее приспособленной.

Во всяком случае новые виды могут иметь один и тот же ареал распространения, быть экологически весьма близкими и все же сохранять свою биологическую обособленность (чего с подвидами обычно не бывает).

Вторичное соприкосновение подвидов и видов

После некоторого времени географической изоляции нередко происходит расселение таких обособленных популяций и рас, подвидов или видов вплоть до нового соприкосновения их ареалов. Только в этом случае с полной ясностью обнаруживается степень их физиологического и генетического расхождения. При небольшом расхождении на месте стыка произойдут более или менее свободные скрещивания, образование гибридной популяции и иногда даже ее прогрессивное распространение. Если жизнеспособность или плодовитость гибридов окажется сниженной, то зона гибридизации будет узкой и может перемещаться при вытеснении одной формы другой. Во всяком случае в ней будет происходить отбор более жизнеспособных и плодовитых особей, а это означает нарастание генетической изоляции. Неизбежным результатом этого явится установление полной физиологической и генетической изоляции, а взаимная конкуренция приведет и к экологическому расхождению. В таком случае ареалы обоих видов могут налегать друг на друга при свободном сосуществовании на одной и той же территории.

Хорошими примерами таких градаций в степени расхождения могут служить многие виды нашей европейской флоры и фауны, которые в четвертичное время были разделены наступавшими с севера, со стороны Скандинавии, и с юга, со стороны Альп, ледниками. Свободным ото льдов оставался при максимальном развитии оледенения лишь узкий коридор в 480 км шириной, занятый холодной степью. Растительность и животное население отступило в свободные ото льдов районы Юго-Западной и Юго-Восточной Европы. После отступания ледников эти изолированные популяции могли вновь расселиться на север и здесь, в Центральной Европе, войти в соприкосновение. Таким образом, происходило новое заселение большей части европейской территории — как с юго-запада, так и с юго-востока — растениями и животными, которые были разобщены во время ледникового периода. В результате произошла встреча родственных видов, которые проделали довольно длительную самостоятельную эволюцию. В большинстве случаев это привело к образованию хороших видов, которые между собой не скрещиваются. Так, вероятно, произошло обособление двух видов европейских тритонов: *Triturus cristatus* на востоке и *T. marmoratus* на юго-западе. В Центральной Франции их ареалы слегка перекрываются, и иногда наблюдаются гибриды между обоими видами. Западная жерлянка *Bombina variegata* превратилась при таком разделении в горную форму, а восточная *B. bombina* распространилась на низменностях. Однако гибриды между ними иногда встречаются (а в неволе они легко скрещиваются). Вероятно, именно ледниковое обособление привело к образованию основных подвидов снегиря *Pyrrhula p. pyrrhula* в горных местностях (Альпы, Балканы, Карпаты) и на северо-востоке Европы (и Северной Азии) и *P. p. minor* в Западной Европе. В Центральной Европе имеется устойчивая промежуточная форма *P. p. germanica*, которая, вероятно, произошла в результате гибридизации обоих подвидов при их послеледниковой встрече. Обыкновенный домашний воробей Евразии *Passer domesticus* встречается на юге Европы, в Малой Азии, в Закавказье, в Иране и Средней Азии с южным, испанским воробьем *P. hispaniolensis* в широкой зоне совместного обитания и нигде здесь с ним не скрещивается. Однако

в Италии образовалась особая гибридная популяция, которая на севере скрещивается с домашним воробьем, а на юге — с испанским.

Примером более глубокого ледникового обособления у птиц может служить европейская пищуха, образовавшая два почти неотличимых вида: восточный — *Certhia familiaris*, обитающий теперь в Британии, в горных местностях Средней Европы и во всей Восточной Европе и в Сибири, и западный вид — *C. brachydactyla*, обычный на низменностях европейского континента. Между этими двумя видами имеются различия в выборе местообитания и небольшие различия в голосе и окраске, но эти виды во всяком случае не скрещиваются. Сходным образом оформились два вида соловья: западный (*Luscinia megarhynchos*) и восточный (*L. luscinia*), которые встретились в Центральной Европе, но также не скрещиваются.

Расхождение признаков

Таким образом, на базе случайных вначале различий устанавливаются несколько иные соотношения организма с окружающей средой. Естественный отбор действует в несколько ином направлении, и различия поэтому только нарастают. Если вначале еще можно иногда говорить о мелких различиях случайного характера, то само прогрессивное расхождение признаков, т. е. процесс образования подвидов (рис. 120, 122) и затем видов, определяется исключительно естественным отбором наиболее приспособленных в данных условиях особей. На границе областей распространения вначале возможны скрещивания и образование промежуточных форм. Если, однако, гибриды оказываются хотя бы немного менее жизнеспособными или менее плодовитыми вследствие генетического расхождения, естественный отбор будет поддерживать внутригрупповое скрещивание и приведет к быстрому развитию физиологического обособления. С развитием физиологической изоляции скрещивание прекращается и границы между видами становятся более резкими. Появляются разрывы, характерные для хороших видов (рис. 124). Стремление каждой местной формы к размножению и распространению приводит ее к столкновению с соседями, т. е. к выявлению межгрупповой конкуренции. Последняя влечет за собой вытеснение одних форм другими, приводит к вымиранию промежуточных форм и увеличению разрывов, т. е. ведет ко все более далекому расхождению наметившихся новых групп организмов (с примерами такого вытеснения мы познакомились ранее).

Важнейший этап в расхождении признаков и вместе с тем в процессе эволюции есть момент образования нового вида. Недаром Дарвин назвал свою книгу «Происхождение видов». В виде мы имеем основную единицу органического мира, занимающую центральное место как в таксономическом распределении организмов, т. е. в систематике, так и в процессе их эволюции. Поэтому биологи постоянно уделяли столько места проблеме вида и положили столько труда на то, чтобы дать возможно краткое, но ясное определение вида. Определений вида известно очень много. Все слишком краткие определения не дают достаточной характеристики. Наибольшее значение имеет разработка этого вопроса В. Л. Комаровым, который дополнил существующие морфологические характеристики вида еще экологической и географической характеристикой. В наши задачи не входит выработка точного определения вида как таксономической единицы. Для нас достаточно сделанных замечаний и приведенного в начале этой главы определения (стр. 265). В и д есть систематическая группа, явно отграниченная от других групп, состоящая из особей, связанных между собой тесным родством, морфологическим и физиологическим

сходством, свободно между собой скрещивающихся, занимающих в данное время определенный ареал и определенную экологическую нишу. Мы лишь особо отмечаем изменяемость видов во времени, их реальное существование как обособленной группы особей с момента обособления и до времени распада на новые виды и возможность исчерпывающей характеристики (морфологической, физиологической, биохимической, экологической и географической) для каждого вида в данное время его существования.

Мы все время упоминали о том, что особи внутри вида скрещиваются между собой, и указывали, что это имеет первенствующее значение в процессе эволюции как фактор, созидающий все новые генетические комбинации. Однако не всегда размножение организмов покоится на скрещивании в половом процессе. Нередко встречается и бесполое размножение, и партеногенез (т. е. половой процесс без скрещивания). Обычно, правда, наряду с этим встречается и нормальное половое размножение. Тогда ничего по существу не меняется.

Но в тех случаях, когда партеногенез, апогамия или самооплодотворение становятся постоянным, нормальным или исключительным способом размножения, положение резко меняется. Индивидуальные особенности сохраняются в потомстве, т. е. в данной линии. Весь вид разбивается на сумму линий (жорданонов), как это видно на примере обыкновенной крупки (*Draba verna*) или одуванчика (*Taraxacum officinale*). Отдельная мутация ведет либо к гибели особи и ее потомства, либо к возникновению новой, сразу вполне обособленной линии. Новые комбинации, однако, не возникают, и эволюция таких видов крайне затруднена. Поэтому постоянный партеногенез (или апогамия) наблюдается лишь в отдельных видах, а не в более крупных подразделениях животных или растительных организмов. В особенности партеногенез редок у высших представителей животного царства (у позвоночных).

Генетическое многообразие и вместе с тем устойчивость и глубокое морфофизиологическое единство большинства видов растений и животных поддерживается, следовательно, только свободным скрещиванием его особей, т. е. п а н м и к с и е й. Во всех случаях ограничения свободы скрещивания выявляется многообразие генетической структуры и в большей или меньшей степени нарушается однородность вида. Полный распад вида на множество генетических линий, связанных лишь общностью происхождения, наступает при прекращении скрещивания, т. е. при бесполом размножении, при партеногенезе и самоопылении. Однако отсутствие панмиксии ведет и к ограничению возможностей эволюции узкими пределами простого мутирования и отбора отдельных мутаций. Прогрессивная эволюция, связанная с образованием новых устойчивых живых систем — видов, определяется у высших организмов только сочетанием панмиксии с некоторым ее ограничением. Расселение на широких пространствах и расхождение по разбросанным биотопам неизбежно приводит к ограничению скрещиваний и к выявлению генетических различий между разобщенными популяциями. Чем меньше размер популяции, тем яснее сказываются отличия данной случайно объединенной группы особей от другой такой группы. Однако и самые малые генетические различия связаны с морфофизиологическими различиями, т. е. с несколько иным поведением, иной реакцией на внешние факторы, иным временем созревания половых продуктов, с различием в предпочитаемой пище, а иногда и во внешне заметных признаках окраски и в издаваемых звуках и запахах. Все это ведет через естественный отбор в данных условиях существования, которые также всегда несколько различны, к дальнейшему расхождению и вместе с тем к возникновению различных форм экологической, физиологической, половой и генетической

изоляции. Таким образом, при наличии какого бы то ни было ограничения панмиксии всегда выявляется генетическая неоднородность особей данной популяции, которая служит основой для ее дифференциации, т. е. разбивки на подчиненные группировки с нарастающими различиями. Пространственная изоляция дополняется всегда другими формами изоляции и завершается полным физиологическим и генетическим обособлением с образованием новых хороших видов.

Длительность расхождения признаков. Движущей силой процесса расхождения признаков является, по Дарвину, естественный отбор особей, стремящихся в борьбе за существование занять возможно различные места в экономии природы. Такое расхождение ведет к смягчению активного соревнования, так как конкуренция наиболее остра внутри вида, между особями, обладающими одними и теми же жизненными потребностями. «Чем разнообразнее строение, общий склад и привычки потомков какого-нибудь вида, тем легче они будут в состоянии завладеть более многочисленными и более разнообразными местами в экономии природы, а следовательно, тем легче они будут увеличиваться в числе» (Дарвин).

Прогрессивная дифференциация естественных групп организмов имеет свои границы. Пределы возможного расчленения указаны еще Дарвином. Границы диктуются здесь малочисленностью дробных подразделений, теряющих свою пластичность как раз в силу своей малочисленности. В малых популяциях и изменчивость ниже, и число возможных комбинаций гораздо меньше. «Что же задерживает безграничное увеличение числа видов? Общая сумма жизни (я не разумею под этим число видовых форм), которую может поддержать известная площадь, должна иметь предел, так как она в значительной степени зависит от физических условий; отсюда, если эта площадь населена очень большим числом видов, то каждый или почти каждый из них может быть представлен только незначительным числом особей, а такие виды будут подвержены истреблению вследствие случайных колебаний климатических условий или численности их врагов. Процесс истребления в таких случаях должен идти быстро, между тем как образование новых видов всегда крайне медленно» (Дарвин).

Само расхождение признаков тоже не длится безгранично. При известной степени расхождения между образовавшимися новыми формами, разошедшимися в различные экологические ниши, конкуренция полностью или почти полностью прекращается.

Эволюция идет под знаком приспособления к известным частным условиям существования, несколько различным для каждой группы, обладающей в известных условиях некоторыми преимуществами перед особями другой популяции. В этой эволюции, как всегда, естественный отбор идет на фоне индивидуального соревнования. Острота этого соревнования падает с расчленением вида на группы меньшей численности, несколько расходящиеся по условиям существования. Вместе с тем дифференциация вида связана с возникновением межгруппового соревнования. Естественный отбор ведет при этом к вытеснению особей одной группы особями другой, более приспособленной к данному биотопу. В результате происходит распределение расходящихся групп (форм) соответственно тем условиям существования, в которых они оказываются наиболее приспособленными (где их элиминация идет с меньшей интенсивностью, чем элиминация особей любой иной группы данного вида). Так, в результате взаимодействия индивидуального и группового соревнования идет, с одной стороны, эволюция каждой группы, связанная с прогрессивным расхождением их признаков, и, с другой стороны, распределение этих групп — расхождение образовавшихся географических и экологических

форм по различным местообитаниям, обладающим различными жизненными ресурсами.

Прогрессирующее расхождение и специализация в потребностях различных групп ведет к дальнейшему ослаблению активной межгрупповой конкуренции. Каждая форма занимает свое место в экономии природы, и тогда столкновение интересов представителей различных групп в значительной мере или полностью прекращается. При этом исчезает и основание для дальнейшего расхождения признаков.

Для неспециализированных организмов этот момент наступает не скоро, и такие формы будут идти по пути дальнейшего расхождения признаков очень долго — до тех пор, пока не начнется их специализация. Чем выше становится специализация, тем быстрее достигается указанный предел, означающий снятие межгрупповой конкуренции и тем самым ликвидацию основного мотива дальнейшего расхождения. Для некоторых более специализированных организмов в этом случае достаточна даже очень небольшая степень расхождения. Так, например, при пищевой специализации гусениц, когда каждый вид начинает питаться лишь определенным видом растений, конкуренция между такими видами полностью устраняется. Это, конечно, не означает прекращения борьбы за существование и остановки в их эволюции.

Борьба за существование приобретает, однако, несколько иные формы, и эволюция получает иное направление. В этих случаях на первый план вновь выдвигаются формы внутригруппового, индивидуального соревнования, идущего частью под знаком прямой борьбы с физическими и биотическими факторами среды, т. е. с неблагоприятными влияниями климата, с хищниками и паразитами (пассивное соревнование), а частью и борьбы за пищу и другие жизненные средства (активная конкуренция). Так как эти факторы, в особенности климат и враги, оказываются нередко сходными для всей группы родственных организмов, то эволюция последних приобретает в некоторых отношениях параллельный характер. В других отношениях может продолжаться некоторое время и расхождение признаков, определяемое приспособлением к специфическим условиям данных биотопов. Число последних, однако, не слишком велико, и в каждом из них имеется своя разнообразная жизнь. Она составляется из представителей самого различного происхождения, стоящих на самых разных уровнях организации. Все они развиваются в сходных условиях внешней среды, и это определяет нередко возникновение некоторых сходных черт строения. Такое конвергентное сходство не бывает глубоким. Невозможность развития глубокого сходства на пути конвергенции прекрасно аргументирована Дарвином. Оно, однако, налагает своеобразный отпечаток на животное население определенных биотопов, характеризуемое известными «жизненными формами», или «типами приспособления» (см. также гл. VIII).

Примеры расхождения признаков. В качестве примеров, иллюстрирующих начальные фазы расхождения признаков, ведущие к образованию новых географических форм, можно было бы привести упомянутые ранее непрерывные ряды *Anemone pulsatilla* от западной до восточной формы (рис. 120) или гетероморфные популяции божьих коровок (*Harmonia axyridis*; рис. 119). Можно указать на намечающиеся границы между климатическими расами дрофозилы, между сезонными расами сельдей или некоторых других рыб. Совершенно ясны уже границы между видами и подвидами *Achatinella*.

Хорошим примером начального расхождения форм являются две расы мыши *Peromyscus maniculatus*, которые в Мичигане встречаются одна в лесах, а другая по берегам озер. Дубовый шелкопряд *Lasiocampa quercus* дает в Швейцарии расы, живущие на различной высоте. Малярийный

комар *Anopheles maculipennis* разделяется на ряд изолированных видов и подвидов, отличающихся образом жизни. Не все они являются переносчиками малярии. Описаны расы, нападающие на человека, и расы, сосущие домашних животных. Экологически различающиеся расы описаны и для обыкновенного комара *Culex pipiens*.

У бабочек часто наблюдается сезонное расхождение. Так, в Южной Калифорнии *Melitaea neumoegeni* летает с марта до начала апреля, а *M. wrightii* — с конца апреля до начала июня. О расхождении во времени икрометания у лягушек *Rana esculenta* и *R. ridibunda* мы уже упоминали. Форели (*Salmo ischchan*) озера Севан (в Армении) дифференцировались по меньшей мере на 5 форм, слабо различающихся по морфологическим признакам, но сильно расходящихся по времени икрометания и другим биологическим особенностям. Типичная форма мечет икру в самом озере и делится на 2 нерестовых стада: одно нерестится в северо-западном углу озера в ноябре и начале декабря, другое — в юго-восточном углу с половины января по середину марта. Один подвид (*S. i. danilewskii*) нерестится в озере в октябре; другой подвид (*S. i. aestivalis*) мечет икру в устьях рек — в конце весны и летом; третий подвид (*S. i. gegarkuni*) входит для икрометания в реки и нерестится с октября по январь (Л. С. Берг). Сиги (*Coregonus lawaretus*) образуют в Ладожском и Онежском озерах особенно много различных форм, стоящих на разных ступенях начального морфологического и биологического расхождения. Одни из них мечут икру в озере, другие входят для этого в реки. Из крокодилов Амазонки большой — *Caiman niger* — размножается в октябре—ноябре, а малый, светлый — *C. sclerops* — в мае—июне.

Хорошим примером пищевого расхождения может служить описанная Дарвином ящерица-игуана Галапагосских островов. Исходная эндемичная форма — *Amblyrhynchus* (*Conolophus*) *subcristatus* — живет и питается растениями на суше. Близкая к ней *A. cristatus* является береговой формой, свободно плавающей в море. Она питается водорослями. Дифференциация вьюрков подсемейства *Geospizinae* на Галапагосских островах связана также с пищевым расхождением, как это показывают различия в форме клюва. У питающихся семенами вьюрков *Geospiza* клювы очень массивные, у других представителей того же рода, питающихся на земле во влажном лесу, клювы более тонкие и удлиненные. Кактусовый вьюрок с длинным, несколько изогнутым клювом, питается нектаром цветов и мякотью кактуса *Opuntia*. У древесных вьюрков рода *Camarhynchus*, питающихся растительной пищей — почками и плодами, короткий, толстый, изогнутый клюв, напоминающий клюв попугая. У насекомоядных форм также бывают толстые клювы, принимающие у долбящего дятлового вьюрка более длинную и прямую форму. Славковые вьюрки *Certhidea* с тонкими клювами питаются мелкими насекомыми, точно так же, как и более специализированный кокосовый вьюрок *Pinaroloxias*, обладающий более длинным и изогнутым клювом.

Первоначальное расхождение галапагосских вьюрков связано, очевидно, с географической изоляцией на отдельных островах. Однако в дальнейшем, при межгрупповой конкуренции расселявшихся форм, произошла все более углублявшаяся пищевая специализация.

Еще более значительное расхождение в биологии питания произошло в эндемичном семействе птиц-цветочниц (*Drepanididae*) Гавайских островов (рис. 124), одни представители которых перешли к питанию нектаром цветов, другие — насекомыми и их личинками. Имеются зерноядные, плодоядные и орехоядные виды. То же самое касается и расхождения признаков у европейских синиц. Большая синица (*Parus major*) питается крупными насекомыми, московка (*P. ater*) ест мелких насекомых и семена растений, лазоревка (*P. coeruleus*) добывает мелких насекомых и личинок в щелях

коры и в почках деревьев, гаичка (*P. palustris*) потребляет смешанную пищу и селится в сырых местах, а хохлатая синица (*P. cristatus*) держится в хвойных лесах и питается семенами хвойных деревьев. Хорошим примером расхождения по образу жизни и питанию могут служить и наши дятлы.

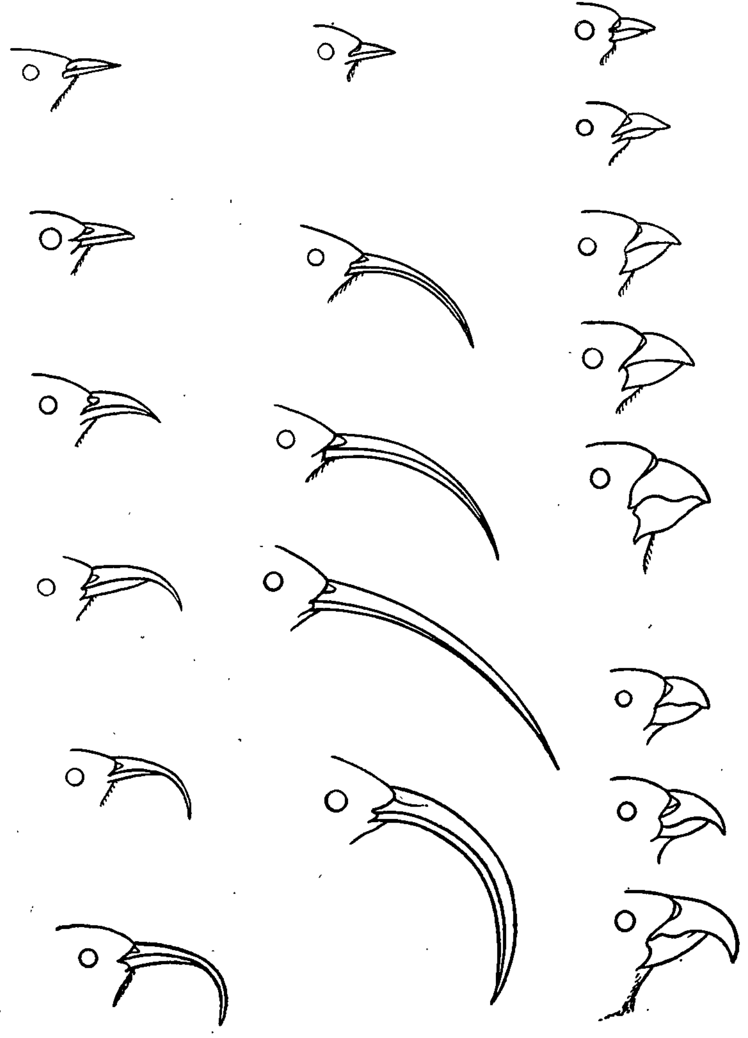


Рис. 124. Расхождение по формам клюва у птиц семейства Drepanididae (Гавайские острова).

Форма клюва указывает на разное питание. Все 19 родов и 40 видов этого эндемичного семейства произошли от одной родоначальной формы, близкой к обыкновенному щеглу (*Carduelis*).

Начальные фазы экологического расхождения у растительных объектов выражаются в многочисленных экотипах (рис. 122). Географическое расхождение отражается в географических расах и подвидах (рис. 120). С непрерывным рядом форм, соединяющих два хорошо выраженных вида, мы познакомились на примере кавказских люцерн (горная *Medicago glutinosa*, степная *M. falcata*; рис. 10).

Примерами дальнейшего расхождения признаков могут служить приспособления насекомоядных или грызунов к различному образу жизни (рис. 153). Из грызунов белка и суслик связаны очень близким родством,

но они разошлись весьма значительно. Еще далее отошли друг от друга многочисленные мыши, крысы и полевки, плавающие в воде бобры, роющиеся в земле слепыши и гоферы, скачущие тушканчики, бегающие зайцы, лазающие сони и планирующие летяги. Различный способ передвижения связан, конечно, и с разным питанием, различным образом жизни, разными инстинктами.

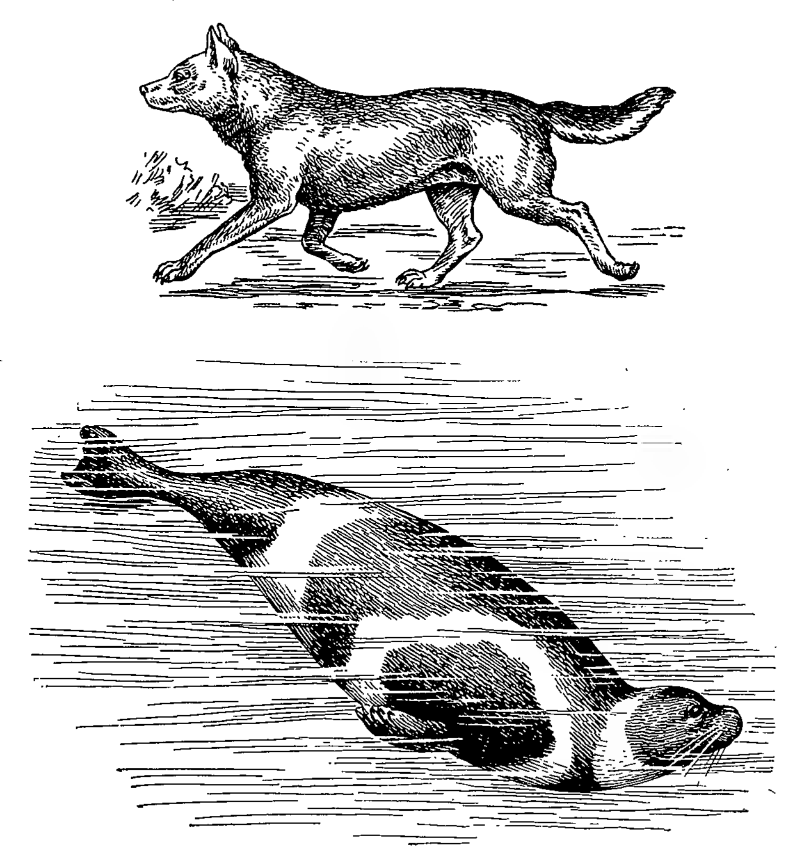


Рис. 125. Динго (*Canis dingo*) и тюлень (*Histriophoca fasciata*).
Представители наземных хищных и ластоногих как примеры более далекого расхождения родственных форм.

Очень сильно разошлись наземные хищные — Carnivora fissipedia и водные — ластоногие Carnivora pinnipedia (рис. 125), и еще более отошли друг от друга происходящие от общих предков — ископаемых креодонтов — современные хищные, копытные и китообразные. Переход в резко различные среды, естественно, связан и с чрезвычайно далеко идущим расхождением всей организации. Столь же значительное расхождение может быть обусловлено и резко различной пищевой специализацией. Именно так и обстояло дело у хищных млекопитающих, приспособившихся к мясной пище, и копытных, перешедших на растительное питание (см. гл. VIII).

Формы родства и таксономическое распределение организмов

В процессе эволюции происходит приспособление организмов к условиям существования. В исторической смене сред происходит непрерывная замена одних приспособлений, утративших свое значение, другими, соответственно новым условиям внешней среды. Среди приспособлений организма одни носят более частный характер — они связаны с узкими условиями существования, другие имеют более общее значение. Естественно, что первые не столь долговечны, как вторые. Поэтому в течение эволюции происходит постоянный процесс накопления приспособлений более общего характера. В смене сред они не теряют своего значения. Некоторые признаки организации (высшие органы чувств, центральная нервная система), будучи приобретены организмом, уже навсегда (за редкими исключениями регресса) остаются за ними, так как они никогда не теряют своей значимости.

Историческое накопление приспособлений наиболее широкого значения ведет к общему повышению организации, поэтому эволюция в целом идет под знаком прогрессивного усложнения, или усовершенствования, организмов. Такое общее повышение организации дает любому организму во всяких условиях существования всегда только преимущества в его борьбе с другими организмами и с физическими факторами среды.

Градация организмов не является, однако, прямолинейной. Уже Ламарк отказался от прямолинейной «лестницы существ», признавая многочисленные влияния, уклоняющие развитие организмов в ту или иную сторону. Поэтому и Ламарк пытался уже выразить взаимное родство организмов в виде родословного древа. Такое распределение родственных организмов получило, однако, полное обоснование лишь в принципе расхождения признаков Ч. Дарвина (рис. 25). Дарвин и иллюстрирует свой принцип схемой дивергенции, построенной по типу родословного древа. Геккель пытался восстановить родословную всего животного царства в виде такого древа. Нужно признать, что и в настоящее время система ветвлений дает наилучшее графическое изображение филогенетических (родственных) соотношений.

При наличии естественной классификации на основе вполне выясненных родственных соотношений изображение этих соотношений в виде родословного древа не связано с особыми затруднениями. Единственный недостаток таких древ состоит в связанности графика одной лишь плоскостью. Это лишает возможности давать совершенно верное выражение родства в определенных масштабах. Так, например, равномерное расхождение нескольких групп от одной родоначальной формы может быть изображено на плоскости лишь в виде веера ветвей, расходящихся под одинаковыми углами. В этом случае создается неверное впечатление крайнего расхождения тех ветвей, которые мы случайно расположили по краям веера. При построении родословной модели древа в трех измерениях эти соотношения можно было бы воссоздать в виде правильной мутовки ветвей, расходящихся в разные стороны. Для небольшой группы можно было бы воспользоваться вертикальной проекцией такой мутовки, т. е. изображением радиусов, исходящих из одного центра.

Практически приходится, однако, иметь дело и еще с одним затруднением — с тем, что называется перекрестом специализации. Дело в том, что сравнительная оценка степени родства нескольких форм оказывается нередко крайне трудной задачей.

Если руководствоваться сходством в одних признаках организации, то из ряда форм A, B, C, D. . . наиболее близкими оказываются, предположим, A и B; если же руководствоваться сходством в других признаках, то мы должны будем признать наиболее близкими, скажем, A и D и т. п. Можно взять конкретный пример.* Бесхвостые амфибии разделяются по

* Пример, приводимый И. И. Шмальгаузеном, основывается на данных, часть которых устарела, но редакторы сочли возможным не исключать его из текста, так как метод установления родственных соотношений с помощью решетки не утратил своего значения в филогенетических исследованиях. (*Прим. ред.*).

строению плечевого пояса и грудины на две группы: Arcifera со свободно налегающими брюшными концами плечевого пояса и Firmisternia, у которых эти концы сращены швом между собой и с грудиной. С другой стороны, те же бесхвостые разделяются на две группы и по другому признаку — по форме поперечных отростков крестцового позвонка: либо они сильно расширены и обнаруживают малоподвижную связь с подвздошными костями таза на большом протяжении, либо они имеют цилиндрическую форму и своими концами подвижно сочленяются с концами подвздошных костей (лишний скакательный сустав). Родственные соотношения легче всего изобразить решеткой (рис. 126).

	Arcifera	Firmisternia
Крестцовые отростки расширенные	Discoglossidae Pelobatidae Bufonidae Hylidae	Engystomatidae
Крестцовые отростки цилиндрические	Cystignathidae	Ranidae

Рис. 126. Таксономические соотношения, выражаемые с помощью решетки.

Семейства бесхвостых амфибий, распределенные по двум важным таксономическим признакам — строению плечевого пояса и крестца.

По строению плечевого пояса настоящие лягушки (Ranidae) ближе к Engystomatidae, по строению крестца они ближе к Cystignathidae. Мы не знаем, какой из этих признаков развился раньше. Если раньше началось расхождение в строении плечевого пояса, то нужно допустить, что цилиндрическая форма поперечных отростков крестца развилась независимо и параллельно в двух семействах Cystignathidae и Ranidae как приспособление к передвижению большими скачками. Если раньше произошло расхождение по строению крестца (что менее вероятно), то мы должны допустить, что брюшное сращение пояса произошло независимо и параллельно в семействах Engystomatidae и Ranidae. Каково же истинное родство таких форм? В данном примере этот вопрос решается сравнительно просто. Ranidae, Engystomatidae и Cystignathidae произошли как самостоятельные ветви от центральной группы, содержащей наиболее примитивные формы бесхвостых — Discoglossidae (жерлянок и др.) и Pelobatidae (чесночниц). Однако и в этом случае мы должны допустить независимый и параллельный процесс образования брюшного сращения пояса у близкородственных Engystomatidae и Ranidae и, кроме того, такой же параллельный процесс образования подвздошно-крестцового сустава у Cystignathidae и Ranidae. В остальном Cystignathidae остаются очень близкими к первой группе и особенно к настоящим жабам — Bufonidae.

Трудность установления родственных отношений связана, следовательно, с наличием параллелизмов. Приходится считаться с тем, что у близкородственных форм сходные структуры могут быть не унаследованными от общего предка, а приобретенными каждой группой независимо друг от друга. Если это касается многих признаков, то затруднения сильно возрастают. Однако эти затруднения не принципиального характера. Они устраняются детальным исследованием. Необходимо учитывать, что установление филогенетической классификации требует иногда глубокого анализа, во всеоружии всех современных методов исследования.

Некоторые антидарвинисты пытались, однако, придавать таким фактам значение принципиального препятствия для создания филогенетической классификации. При недостаточности наших знаний изображение соотношений в виде решетки оказывается неизбежным. Однако вскрытие истинных параллелизмов позволит во всех случаях заменить решетку родословным древом (в трех измерениях).

«Сетчатое» родство особей. Иногда полагают, что установлению родословных препятствует сетчатое родство форм (рис. 127). Каждая особь происходит от многих предков, поэтому предполагается, что и каждая новая форма происходит не от одной, а от ряда предковых форм.

Конечно, верно то, что ни одна группа организмов, и в частности ни один вид, не происходит от одного предка в смысле одной особи или одной пары. Так и нельзя понимать монофилии. Если мы говорим о монофилетическом происхождении какого-либо рода, мы имеем в виду его происхождение от одного корня, т. е. от одного предкового вида, а не от одной пары особей.

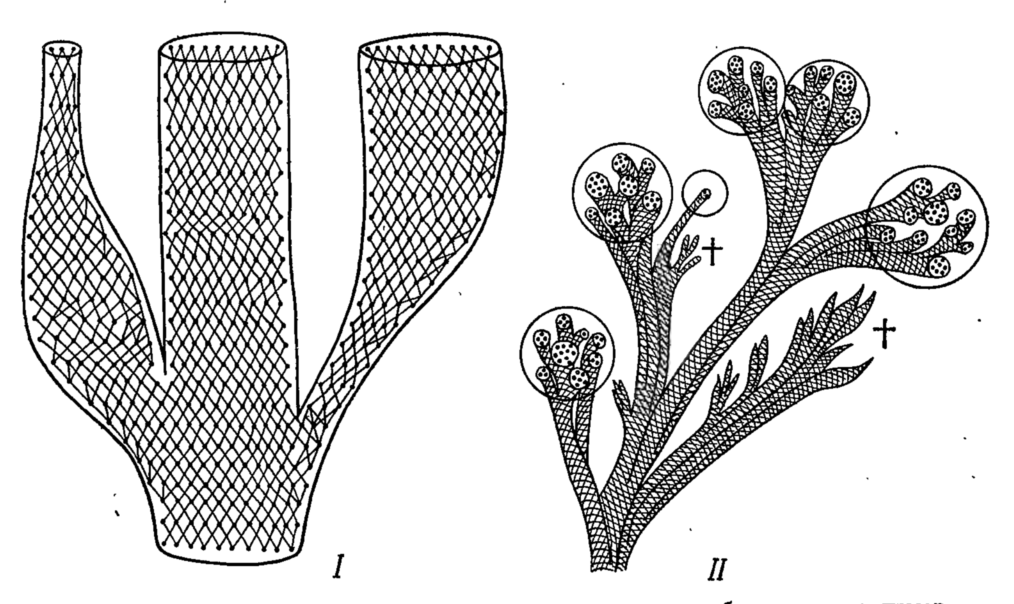


Рис. 127. Схема, показывающая формы реального родства близких организмов.

Каждая особь происходит от двух родителей, четырех прародителей и т. д. и оставляет при спаривании с другой особью не менее двух потомков. Поэтому родство особей в пределах вида имеет сетчатый характер. В момент становления новых видов устанавливается физиологическая изоляция между входящими в них особями. Скрещивание новых форм прекращается, и реальное их родство отодвигается все далее назад, в историческое прошлое.

I — обособление трех видов, из которых один (в центре) оказался биологически стабильным, другой (справа) — биологически прогрессивным, а третий (слева) находится на пути к вымиранию. Отдельные особи обозначены точками, поколения — последовательными их рядами. Масштабы времени не соблюдены. *II* — родство шести современных родов с различным числом видов в каждом и несколько вымерших ветвей.

Мы не отрицаем параллелизмов в развитии, однако параллельные группы всегда происходят все же от одного какого-то родоначального вида. В этом случае первоначальное расхождение форм лишь относительно рано прекратилось и дополнилось параллельным развитием ряда признаков (см. гл. VIII, 5).

О сетчатом родстве можно говорить лишь до тех пор, пока продолжаются скрещивания, т. е. пока новые формы не вышли за пределы вида. Внутри вида мы имеем типичные взаимоотношения сетчатого характера. Вне вида родословные расходятся, они более не пересекаются и приобретают совершенно независимое (пусть иногда и параллельное) течение. Если выдифференцировывается новая форма, то она, конечно, выделяется из сетки особей и продолжает свое существование также в виде новой сетки

скрещивающихся особей. Однако вполне обособленная ветвь (вид, род) не скрещивается с другой уже обособленной ветвью, поэтому родство форм начиная от вида и выше выражается не сетчатыми взаимоотношениями, а простыми разветвлениями (рис. 127).

Субординация органических форм, выражающаяся в последовательном делении крупных систематических единиц (типов, классов) на более мелкие единицы (отряды, семейства), которые в свою очередь включают все более дробные группы (роды, виды, подвиды), является результатом исторической последовательности обособления и расхождения органических форм. Каждый ствол (тип) отдает от себя сначала наиболее крупные ветви (классы данного типа), отделяющие по мере своего развития ветви второго порядка (отряды данного класса), на этих последних вырастают ветви третьего порядка (семейства данного отряда), затем ветви четвертого порядка (роды этого семейства) и, наконец, мельчайшие веточки (виды и подвиды). Такое древо очень хорошо отражает реальное родство форм (если оно построено на достаточно точно установленных данных). Нужно только помнить, что каждая ветвь является не линией, что она имеет свою структуру. Ветви являются по сути пучками множества параллельных форм, а мельчайшие веточки (виды) имеют сетчатую структуру. Такое древо показывает и возникновение, и прогрессивное углубление разрывов между систематическими единицами по мере расхождения форм и поднятия их систематического значения на более высокий уровень: вид → род → семейство → отряд → класс → тип.

Эволюция всегда определяется взаимодействием внутренних и внешних факторов, и в частности обусловливается многообразием генетической структуры вида, с одной стороны, и разнообразием условий существования — с другой. Так как естественный отбор представляет результат оценки фенотипов в реальных условиях их существования, то многообразие генетической структуры вида может привести к его дифференциации только при выявлении этого многообразия, т. е. при ограничении свободы скрещивания между различными локальными популяциями. Поэтому первый толчок к внутривидовой дифференциации дается в большинстве случаев частичной пространственной изоляцией.

При наличии какой бы то ни было изоляции сейчас же обнаруживаются по меньшей мере случайные генетические различия. Как эти различия, так и локальные условия существования и размножения ставят организм в разное положение в его борьбе за жизнь. Естественный отбор принимает различное направление, и дальнейшее морфофизиологическое расхождение определяется именно этими соотношениями между организмом и средой, т. е. экологическими факторами.

При расселении новых форм и вторичном их соприкосновении их различия проявляются либо в физиологической аверсии, препятствующей скрещиванию между ними, либо в известной генетической несовместимости, ведущей к снижению жизнеспособности или уменьшению плодовитости потомства. В обоих случаях естественный отбор приведет к быстрому углублению физиологической и генетической изоляции.

Дальнейшее расхождение признаков, характеризующих различные группы, определяется их приспособлением к местным условиям (идущим под знаком индивидуального соревнования) и углубляется под давлением межгруппового соревнования вследствие стремления каждой группы к максимальному распространению. Происходит взаимное вытеснение групп из тех местностей и тех жизненных условий, в которых они оказываются менее приспособленными. Каждая группа занимает свое, все более определенное место в экономии природы. Каждая группа овладевает известной территорией и определенной экологической нишей. Когда такая специализация закончена, межгрупповая конкуренция (активное соревнование) прекращается, и дальнейшее расхождение форм может приостановиться. Однако расхождение мало специализированных организмов может продолжаться долго, идя по пути приобретения приспособлений более общего характера. Достижение новых уровней организации дает организму новые возможности, новые средства для освоения тех особенностей внешней среды, которые ранее не могли быть использованы. Это обеспечивает такому виду возможность дальнейшего размножения, расселения и расчленения. Организмы, выходящие таким путем на разные уровни общей организации, могут и не конкурировать между собой — они могут свободно размещаться рядом друг с другом в одних и тех же биотопах. Таким образом, в результате безграничного процесса дифференциации, связанного как с повышением организации, так и со специализацией на различных ее уровнях, идет все возрастающее увеличение разнообразия органических форм. В результате прогрессивного расхождения признаков и последовательного занятия всех мест в экономии природы создается всегда наибольшая сумма жизни, возможная по условиям данной эпохи.

ГЛАВА V

ФОРМЫ И СКОРОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ

Эволюция определяется сменой взаимоотношений между организмом и внешней средой. Большое значение имеет поэтому изменение в факторах неорганической природы, т. е. климата в широком смысле слова. Известна огромная роль горообразовательных процессов, трансгрессии морей и климатических изменений геологического прошлого в преобразовании целых флор и фаун. Однако климатические изменения, сказываясь прежде всего на распределении растительного покрова и животного населения, приводят к изменениям в строении организмов лишь косвенно, через изменение взаимоотношений между организмами. Эти взаимоотношения могут изменяться и без каких-либо существенных преобразований в климате или при самых незначительных геофизических изменениях. Установление временной связи между Северной Америкой и Азией или недавнее соединение между Северной и Южной Америкой не сопровождалось заметными изменениями климата, однако привело к перераспределению организмов и значительным эволюционным преобразованиям мигрантов.

Эволюция определяется сменой условий существования как в пространстве, так и во времени. В зависимости от этих условий она может выражаться в разных формах. Наиболее показательна адаптивная радиация организмов, захвативших новую область обитания, приспосабливающихся к разным местным условиям и вселяющихся в разные экологические ниши. В основе адаптивной радиации форм лежит расхождение признаков Дарвина, начинающееся внутривидовой дифференциацией и видообразованием и ведущее при дальнейшем расхождении к образованию выше стоящих систематических объединений. При последовательной смене условий существования накопление многих более широких адаптаций может привести и к общему повышению организации.

Прогрессивная эволюция в целом сопровождается также вытеснением специализированных организмов другими организмами, обладающими приспособлениями более широкого характера, занимающими соответственно более широкие экологические зоны и образующими более многочисленные популяции. Во всех случаях разный темп эволюции определяется многими условиями, и прежде всего основными факторами теории Дарвина: возможностью размножения, изменчивостью наследственных свойств популяций, напряженностью соревнования, интенсивностью избирательной элиминации, характером и скоростью естественного отбора. Однако дифференциация форм, и в особенности видообразование (в пространстве), определяются дополнительными факторами: наличием свободных экологических ниш, возможностью ограничения панмиксии при различных формах частичной изоляции, способом размножения и т. п.

Так как и дифференциация форм протекает во времени и сопровождается их эволюцией, то, конечно, нельзя отрывать видообразование от эволюции. Эволюция всегда связана с видообразованием, однако последнее может протекать и без дифференциации в пространстве путем преобразования

всего вида во времени (становление палеонтологических видов). Рассмотрим сначала значение различных факторов для скорости эволюции вообще, а затем вкратце и частный вопрос о факторах, определяющих скорость видообразования.

Внешние факторы, определяющие темп эволюции, можно свести в две взаимосвязанные группы: геофизические факторы (изменения в распределении материков и морей и климатические изменения) и экологические факторы (изменения в распределении почв, растительности, животного населения и особенно изменения в соотношениях между разными организмами). Первые определяются вековыми изменениями в строении земной коры, ее локальными поднятиями и опусканием, и в частности горообразовательными процессами. Вторые являются непосредственными результатами этих изменений.

В прошлые геологические эпохи вслед за периодами интенсивного горообразования (в силуре, перми и на границе мезозоя и кайнозоя), сопровождавшегося резкими изменениями климата, всегда наступало радикальное изменение всей флоры и фауны на огромных пространствах воды и суши. Происходило вымирание большого числа форм и даже целых типов организации, а вслед за тем быстрое распространение и адаптивная радиация новых форм и новых типов организации. Так, в конце каледонского горообразовательного периода произошло быстрое вымирание граптолитов, трилобитов, почти всех брахиопод, наутилид и всех цистоидей, а вслед за тем, в девоне, распространяются аммоноидеи и первые рыбы. В девоне же появляются заросли крупной наземной растительности — древовидные плауны, хвощи, папоротники, сигиллярии, а также наземные членистоногие и первые наземные позвоночные, которые затем, в карбоне, в условиях теплого и влажного климата, достигают полного расцвета. Однако уже в конце карбона и в перми наступившее охлаждение и условия континентального климата привели к быстрому вымиранию амфибий и теплолюбивой флоры палеозоя. Вместо них распространяются рептилии, разнообразнейшие насекомые и приспособленная к более суровым условиям климата глоссоптериевая флора. У насекомых устанавливается полный метаморфоз, а сохранившиеся амфибии возвращаются к жизни в воде. В мезозое равномерный теплый климат привел эту флору и фауну к новому расцвету и богатой адаптивной радиации форм. Однако в мелу наступает новое похолодание. Рептилии вымирают. На смену им распространяются птицы и живородящие млекопитающие. Появляются покрытосемянные растения и связанные с ними своим образом жизни высшие насекомые. Горообразовательные процессы, приведшие к возникновению крупнейших современных горных хребтов, привели и к значительным перераспределениям материков и морей. Европейский материк соединяется с азиатским, а последний отделяется от североамериканского. Происходят быстрые и резкие изменения климата, которые влекут за собой полное преобразование живого населения суши. В третичном периоде на огромных пространствах северного полушария устанавливаются тропический и субтропический климаты. В этих условиях происходит богатейшая радиация высших растений и насекомых, а также птиц и млекопитающих. Однако новое изменение климата и затем ряд оледенений в четвертичном периоде вновь влекут за собой не только перераспределение флор и фаун, но и вымирание многих групп млекопитающих, которые вытеснялись более молодыми и более устойчивыми представителями грызунов, копытных, хищных и других высших форм.

Таким образом, изменения условий существования всегда вели, с одной стороны, к вымиранию многих, главным образом специализированных организмов и, с другой стороны, приводили к образованию новых форм, более приспособленных к изменившимся условиям. При постоянстве благо-

приятных условий существования не замечается образования каких-либо принципиально новых форм организации, а только адаптивная радиация и специализация уже существующих. Так было в карбоне, в триасе и юре, а также в большей части третичного периода. На границах же эпох, при значительных геофизических преобразованиях, происходило широкое вымирание одних форм и быстрое рождение новых. Так, в перми и на границе мезозоя произошло вымирание большинства амфибий и рождение основных ветвей рептилий, в том числе форм, приведших к возникновению птиц (псевдозухии) и форм, послуживших основой для возникновения млекопитающих (тероморфы). В мелу и на границе третичного периода вымерло большинство рептилий и возникли настоящие птицы и плацентарные млекопитающие.

И в настоящее время видны результаты этой неравномерности темпов эволюции. В тропических областях Африки вместе с Мадагаскаром, Южной Америки и особенно Юго-Восточной Азии с Малайским архипелагом при большом постоянстве благоприятных условий существования флора и фауна, несмотря на чрезвычайное разнообразие и обилие, отличаются в общем своей примитивностью. Здесь сохранились многие совершенно архаичные формы (из растений — близкий к псилофитам плаун *Psilotum triquetrum*, голосемянное *Gingko biloba*, из животных — *Peripatus*, насекомоядные *Microgale*, *Centetes* и *Solenodon*, тапиры, полуобезьяны *Tarsius* и лемуры, а также примитивные птицы тинаму, гоацин и страусы). Между тем в разнообразных и непостоянных, частью суровых условиях умеренного пояса Евразии и Северной Америки преобладают молодые, прогрессивные представители высших растений, птиц и млекопитающих. Хотя наземная жизнь возникла много позднее водной, она дала начало гораздо большему многообразию и, главное, всем высшим представителям организмов — сосудистым растениям, трахейным членистоногим, рептилиям, птицам и млекопитающим. С другой стороны, в воде сохранились до наших дней многие свидетели далекого прошлого: диатомеи и другие водоросли, примитивнейшие кишечнополостные, низшие черви, низшие ракообразные. Некоторые простейшие, губки, кораллы и мшанки, брахиоподы и многие моллюски (включая *Nautilus*) сохранились почти неизмененными с начала палеозоя. В водах Индийского океана сохранилась «мезозойская» кистеперая рыба *Latimeria chalumnae*, в тропических реках Африки — совершенно архаическая рыба *Polypterus*, в реках Северной Америки — «мезозойские» ганоиды *Amia calva* и *Lepidosteus*, в реках Австралии — такая же древняя двоякодышащая рыба *Neoceratodus*. Наконец, в реках Евразии и Северной Америки еще довольно широко распространены и весьма примитивные осетровые рыбы. Нельзя не связать этого со значительно бо́льшим постоянством условий существования в водной среде по сравнению с наземно-воздушной. Именно изменчивые условия жизни на суше, и в особенности в местностях с континентальным климатом, привели к образованию высших типов как растительной, так и животной организации. Это — внешние факторы. Все они оказывают свое преобразующее влияние лишь косвенно, через изменение соотношений между самими организмами.

Геофизические изменения вызывают непосредственно лишь перераспределение флор и фаун и изменение их состава. Этим самым меняются и экологические условия существования отдельных организмов. Одни из них переселяются или вымирают, другие, наоборот, размножаются и расселяются на освободившихся территориях и распределяются по разнообразным экологическим нишам. В результате меняются биогеоценозы и соотношения между организмами. Именно эти биоценотические изменения и являются уже непосредственными источниками эволюционных преобразований.

Из биоценотических взаимоотношений наибольшее значение для жизни, размножения и эволюции имеют пищевые связи. Растительные организмы вытесняют друг друга в борьбе за воду и минеральные источники питания, с одной стороны, и в борьбе за использование света — с другой. Животные соревнуются в борьбе за органические пищевые ресурсы, но существуют в конце концов только за счет растений.

Пищевые взаимоотношения достигают иногда большой сложности (см. гл. III, 1), составляясь порой из большого числа последовательных звеньев. В основе таких «цепей питания» лежат растительные источники пищевых ресурсов, а во главе — хищники. Низшие звенья могут состоять из многочисленных мелких растительноядных форм, высшие — из немногих крупных хищников. Особи вида, занимающего положение высшего звена в цепи питания, свободно размножаются, конкурируют друг с другом, но во взрослом состоянии не имеют опасных врагов (кроме паразитов) и непосредственно не истребляются. Наоборот, виды, занимающие положение низших звеньев, хотя и обеспечены питанием, сами интенсивно истребляются, не достигают большой плотности населения, и поэтому внутривидовая конкуренция у них не имеет заметной остроты. Так как основной движущей силой эволюции является внутривидовое соревнование особей, то естественно, что темпы эволюции организмов, занимающих высшие места, должны быть выше. С другой стороны, организмы, занимающие положение в низших звеньях, находятся в тем более невыгодном положении, чем более массовый характер носит их истребление. Отбор идет по направлению увеличения плодовитости, и такие организмы превращаются в кормовую базу высших животных, без всяких перспектив прогрессивной эволюции. С другой стороны, однако, личиночные формы развития, мальки или молодь животных при отсутствии охраны со стороны взрослых могут также стать кормовой базой для других видов, и это может повлечь за собой катастрофические последствия и для животных, занимающих во взрослом состоянии высшие звенья в цепях питания. Такова, очевидно, была участь хищных цефалопод геологического прошлого и даже колоссальных хищных динозавров, яйца и молодь которых, вероятно, истреблялись мелкими млекопитающими мезозоя.

В любой геологической эпохе с наибольшей скоростью развивались всегда организмы, стоящие на высшем уровне в пищевых взаимоотношениях — обеспеченные жизненными средствами, наиболее активные и не имеющие сильных врагов и конкурентов. В кембрии и силуре достигли процветания высшие представители морских членистоногих — трилобиты и ракоскорпионы (Giganthostraca). Однако их личинки, вероятно, истреблялись хордовыми животными, а они сами уничтожались головоногими моллюсками (Nautiloidea), а в силуре и первыми челюстными позвоночными (от которых в ископаемом состоянии сохранились лишь многочисленные зубы). Поэтому у них сначала сильно развивался панцирь как средство пассивной защиты, а затем они все же быстро вымерли. Сильно размножились, повысили свою организацию и дали начало большому разнообразию форм жестокие хищники морей — головоногие моллюски, которые с переменным успехом боролись за господство с хищными рыбами. Рыбы испытали быструю эволюцию первоначально в пресных водах, где они царствовали безраздельно и дали в палеозое начало богатейшему разнообразию палеонисцид, а также различным формам кистеперых и двоякодышащих рыб. От палеонисцид произошли высшие рыбы того времени — костные ганоиды (Holostei), которые господствовали в течение мезозоя, но начиная с мела и в третичное время уступили свое место костистым рыбам как наиболее прогрессивным своим потомкам. Эволюция рыб как высших представителей водной фауны шла с очень большой и все возраставшей скоростью. С еще, однако, большей скоростью шла эволюция

наземной фауны. Высшие представители беспозвоночных — членистоногие — завоевали сушу непосредственно вслед за появлением наземной растительности в силуре—девоне. Однако вскоре стали выходить на сушу и кистеперые рыбы, давшие в девоне начало первым амфибиям. В течение карбона амфибии господствовали безраздельно. Они обладали неограниченной кормовой базой как в воде, питаясь рыбой, ракообразными и множеством различных личинок, так и на суше, где усиленно размножались членистоногие и в их числе — первые насекомые. Не имея ни врагов, ни чуждых конкурентов, они испытали исключительно быструю эволюцию и дали начало множеству форм. Однако вышедшие из их же среды более активные рептилии, перешедшие к размножению на суше, освободились от связи с водоемами, расселились еще шире и стали не только вытеснять, но и прямо истреблять беззащитных на суше и малоподвижных амфибий. Уже в перми, а в особенности в мезозое, рептилии заняли высшие места не только на суше, но отчасти и в воде, и даже в воздухе. Наиболее активные хищники мезозоя, они вначале не имели ни врагов, ни конкурентов, и их эволюция шла при свободном размножении с огромной скоростью и привела к чрезвычайному многообразию форм. Однако в этой быстрой эволюции, открывавшей широкие возможности для одних форм, крылась опасность для других. Дело не в том, что крупные хищные рептилии стали истреблять более мелких насекомоядных и растительноядных представителей того же класса, а в том, что в среде самих рептилий (как это было и среди амфибий) нарождались высшие типы организации, несшие гибель всем отставшим по своей организации формам. Прежде всего выделились птицы, которые приобрели более совершенные приспособления к передвижению в воздухе, а кроме того, более совершенные органы зрения и слуха и инстинкты ухода за потомством, а также более высокую организацию головного мозга. Они полностью вытеснили летающих рептилий. Однако основная опасность для рептилий была в интенсивно развивавшихся звероподобных формах, быстро передвигавшихся с помощью сильных конечностей, поднимавших тело высоко над поверхностью земли. Подобный способ передвижения установился и у некоторых других рептилий, которые стали успешно соревноваться с тероморфами и дали начало большому количеству различных более специализированных динозавров. Последние пошли именно по пути специализации, и в частности по пути прогрессирующего гигантизма. О значении последнего можно только гадать. Однако наиболее вероятным представляется, что это была одна из форм защиты от более мелких хищников и вместе с тем результат большой истребляемости детенышей, которая требовала для сохранения вида продления периода размножения.

Крупные териодонты не выдержали конкуренции, а, быть может, стали прямо жертвой хищных динозавров. Однако мелкие и подвижные их представители с высокоразвитыми органами чувств и совершенным мозгом не только избегали столкновений с динозаврами, но, вероятно, взялись и за истребление их яиц и молоди. Во всяком случае в течение всего мезозоя шла непрерывная борьба за господство между динозаврами и млекопитающими. Эта борьба выражалась в различных формах, вела к разным приспособлениям, но в основном это было соревнование в формах поведения, наиболее гибкого у млекопитающих, и в темпах самой эволюции. Медленная смена поколений не способствовала прогрессивной эволюции крупных динозавров, а истребляемость их яиц и молоди, очевидно, не имела избирательного характера. Млекопитающие были представлены мелкими, подвижными и, вероятно, быстро размножавшимися формами, потенциально гораздо более пластичными. Все же они, очевидно, интенсивно истреблялись рептилиями и в течение мезозоя с его ровными условиями существования заметно не прогрессировали. Однако в мелу ухудшение климатических условий сразу поставило яйцекладущих рептилий в более тяжелое положение. Чаша весов склонилась в сторону живородящих млекопитающих.

Крупные рептилии, и в их числе все динозавры, быстро вымерли, а млекопитающие выдвинулись на первое место, быстро размножились и дали к третичному времени уже огромное богатство разнообразных форм. Эволюция млекопитающих на границе мезозоя и кайнозоя происходила с исключительной, совершенно беспрецедентной скоростью. Высшие представители позвоночных, занявшие командные высоты и обеспеченные питанием, не имеющие прямых врагов и обладающие средствами активной защиты своего потомства (живорождение, кормление и уход за молодью), оказались поразительно пластичными. Они дали в течение третичного времени множество разнообразных ветвей, заселивших всевозможные экологические зоны и распространившихся не только на суше, но и в воде, и в воздухе.

С этой быстрой эволюцией прогрессивных ветвей животного царства, занявших высшие звенья в цепях питания, можно сопоставить медленную эволюцию и даже полный застой сильно истребляемых, массовых организмов. Диатомовые водоросли, радиолярии, фораминиферы, медузы, кольчатые черви, щетинкочелюстные известны еще с кембрия, и притом в формах, во многом сходных с современными их представителями. Низшие ракообразные — основная пищевая база многих рыб — известны также с кембрия, причем некоторые из них весьма сходны с современными. Из наземных беспозвоночных роль кормовой базы многих позвоночных играют насекомые. Вначале, в девоне, они очень быстро завоевывали сушу. Позднее, когда у них появились враги — амфибии и рептилии, они развивали средства пассивной (хитиновые покровы) и активной защиты: они спасались прыжками, а затем и полетом. В течение палеозоя они успели дать начало почти всем современным отрядам. В перми развились формы с более твердым наружным покровом (жуки), а в мезозое возникли высшие формы (двукрылые, перепончатокрылые и чешуекрылые) с наиболее совершенным полетом, связанные в своей эволюции с высшей растительностью. В общем, темп прогрессивной эволюции насекомых в мезозое уже замедлился, хотя они дали начало огромному многообразию различных форм.

Большую роль играет в эволюции активность самого организма. Насекомые, ставшие источником, несмотря на значительную истребляемость, исключительного богатства форм, являются как раз самыми активными беспозвоночными. Из морских беспозвоночных наиболее активны вполне ныне процветающие высшие раки и особенно головоногие моллюски. Довольно активны также иглокожие. Все они представлены множеством разнообразных форм, хотя темпы их эволюции не выдерживают никакого сравнения с еще неизмеримо более активными позвоночными животными.

Пассивная жизнь в укрытиях и пассивные средства защиты всегда являются тормозом в процессе эволюции. Из простейших наиболее пассивны и вместе с тем защищены твердыми раковинами фораминиферы, которые поражают нас исключительной древностью своих форм. Среди них известны роды, живущие с кембрия (*Psammosphaera*) или ордовика (*Rhabdammina*) до настоящего времени. Самые распространенные формы современности *Lenticulina* и *Globigerina* известны еще с триаса и юры. В высшей степени консервативны губки, гидрополипы и кораллы, большинство которых известно уже в палеозое. Исключительно консервативны мшанки и плеченогие (Brachiopoda). Некоторые роды (*Berenicea* из мшанок, *Lingula* и *Crania* из плеченогих) живут почти без изменения с ордовика до настоящего времени. Моллюски ведут весьма пассивный образ жизни и хорошо защищены твердым наружным скелетом. В палеозое

найдены не только представители современных отрядов и семейств, но и некоторые представители современных родов. Например, *Pteria* известна начиная с силура, а *Nucula* — с девона. Даже такие всем знакомые формы, как мидии (*Mytilus*) и устрицы (*Ostrea*), жили уже в триасе. Современные прудовики рода *Limnaea* известны с юры. В резком контрасте с этим стоит бурная эволюция наиболее активных моллюсков — головоногих (Cephalopoda). Исходные формы были защищены раковинами (Nautiloidea и Ammonoidea), затем эта раковина преобразовалась во внутренний скелет (Belemnoidea), и, наконец, высшие головоногие полностью от нее избавились. Приобретя таким образом хорошую подвижность, они при прогрессивном развитии органов чувств и центральной нервной системы достигли высокого уровня организации и полностью процветают в виде современных осьминогов и сепий. Однако истребление молоди рыбами и китообразными несомненно замедлило их дальнейшую эволюцию и заставило их пойти по пути продления периода размножения, что ведет к развитию гигантизма.

Влияние пассивных средств защиты, скрытой жизни в земле, в пещерах или даже ночного образа жизни всегда сказывается замедлением эволюции. Это видно и на примере истории различных млекопитающих. Все архаичные формы млекопитающих, если они не живут в изолированных резерватах (Австралия), вообще малоактивны (ленивцы), либо обладают средствами пассивной защиты (броненосцы, панголин, тенрек *Centetes*), либо живут в земле (золотой крот *Chrysochloris*), либо ведут ночной образ жизни (тапиры, долгопят, лемуры).

Быстрая эволюция обеспечивается, как показано, наличием условий для размножения, т. е. наличием устойчивого источника жизненных средств, активностью в их добывании, в защите своей жизни и своего потомства, а также отсутствием истребляющих факторов значительной силы. Подобное значение имеет также отсутствие активных конкурентов. Межвидовая конкуренция может при заметной ее интенсивности стать не меньшим препятствием для размножения, чем наличие самых мощных хищников. Различие лишь в том, что избавиться от конкуренции легче, чем найти защиту от хищника. Даже небольшое пищевое расхождение может полностью прекратить конкуренцию. Между тем выработка средств защиты у жертвы обычно вызывает лишь усиление средств агрессии у хищника. Во всяком случае при данных условиях устанавливается некоторый уровень равновесия между истребляемостью и размножаемостью, между численностью хищников и численностью организмов, служащих для них пищей. Эти соотношения регулируются в любом биоценозе, так как чрезмерное размножение хищников и истребление животных, которыми они питаются, подрывают основу их собственного существования и размножения. Условия для размножения хищников ухудшаются, их смертность (особенно молоди) увеличивается, и численность сокращается.

В каждую данную эпоху, при установившихся геофизических и экологических условиях, все места и экологические ниши оказываются занятыми, и обычно нет повода для нарушения установившихся соотношений в биогеоценозах. Особенно это касается спокойных периодов с постоянными благоприятными условиями существования.

В случае геофизических и климатических изменений эти соотношения могут быстро измениться. Некоторые виды быстро вымирают и освобождают места, которые могут быть заселены другими организмами. При установлении связи между материками возможны значительные переселения организмов и вытеснение аборигенов более приспособленными иммигрантами. Возможно вторжение новых хищников, против которых местные формы оказываются совершенно незащищенными.

Во всех случаях захвата новых территорий, обладающих достаточными запасами жизненных средств и не имеющих ни опасных хищников, ни сильных конкурентов, создаются условия для быстрого размножения и следующей затем эволюции форм, заселивших эти территории.

В качестве примера приведем историю расселения и эволюции одной из ветвей мышевидных грызунов — хомяков (Cricetinae), по Н. Н. Воронцову. Хомяки обитали в первой половине третичного периода (в палеогене) только в Палеарктике. Отсюда они проникли в Северную Америку, а затем, в конце третичного периода, и в Африку. Развитие степей привело к значительному размножению мышевидных грызунов и к переходу некоторых из них от зернового к травоядному питанию. Так обособились подсемейства полевок (Microtinae) и песчанок (Gerbillinae). Последние вместе с другими прогрессивными грызунами (Muridae) заняли почти все экологические ниши. Хомяки застыли в Палеарктике на одном уровне организации, живя наряду с полевками и песчанками только в степных и полупустынных районах. Они стабилизировались в небольшой, но устойчивой численности вследствие хорошего переживания зимних условий (они запасаются кормами и впадают в спячку). В Северной Америке у хомяков было меньше конкурентов (только полевки и мешетчатые крысы). Они сильно размножились, дав начало многочисленным представителям *Peromyscus* и *Reithrodontomys*, которые замещают в Америке мышей. В верхнетретичное время (в плиоцене) установилась связь Северной Америки с Южной Америкой. Хомяки проникают туда и оказываются там единственными представителями мышевидных грызунов. Они занимают ниши мышей (*Eligmodontia*, *Hesperomys*), крыс (*Oryzomys*), древесных крыс (*Rhipidomys*), полевок (*Andinomys*, *Chinchillula*), песчанок (*Graomys*), рыбоядных хищников (*Ichthyomys*, *Daptomys*, *Rheomys*) и насекомоядных (*Oxymycterus*). Всего хомяки дали здесь начало более чем 40 родам за сравнительно короткое время, прошедшее с конца третичного периода. Подобная же радиация форм произошла и на Мадагаскаре, куда хомяки проникли в конце третичного периода. Так как здесь других грызунов вообще не было, хомяки сильно размножились и дали в кратчайший срок широкую радиацию форм, сходных с полевками (*Brachyuromys*), крысами (*Nesomys*, *Gymnuromys*), тушканчиками (*Macrotarsomys*) и сонями (*Eliurus*). Эта быстрая эволюция определялась отсутствием конкурентов, обилием свободных экологических ниш и небольшим количеством хищников.

Озера тектонического происхождения также открывают обычно большие возможности заселения и размножения, результатом которых при известной степени изоляции может быть развитие сильно уклоняющихся эндемиков. Так, в восточно-африканских озерах, образовавшихся в четвертичном периоде, имеется целый ряд интересных моллюсков и множество своеобразных рыб. В наиболее древнем озере Танганьика имеется около 80 эндемичных видов рыб семейства Cichlidae (Chromidae) и много других эндемиков. В озере Ньяса свыше 100 эндемичных видов рода *Haplochromys*, обнаруживающих значительное экологическое и морфологическое расхождение, и, кроме того, более 70 видов в 20 эндемичных родах Cichlidae. В более молодом озере Виктория также уже много эндемичных Cichlidae. В озере Эдуард размножились и дифференцировались пелагические карпозубые (Cyprinodontia). Во всех этих озерах имеются различные самостоятельные виды или подвиды карповых рода *Endraulicypris* и произошла очень богатая радиация форм за сравнительно короткое время. Озера Виктория и Эдуард еще очень молоды (15 000—20 000 лет). Однако в озерах Альберт и Рудольф, которые лишь немногим моложе (около 12 000 лет), ничего подобного не произошло. Э. Уортингтон (E. Worthington) объясняет это истребляющей деятельностью весьма активных хищников нильского окуня *Lates* и рыбы-тигра *Hydrocyon*. Между тем в озерах Танганьика,

Виктория и Эдуард активных хищников нет (имеющаяся здесь двоякодышащая рыба *Protopterus* и местный сом *Clarias mossambicus* малоактивны).

Озеро Байкал также тектонического происхождения, но более значительного возраста, чем упомянутые африканские озера. Его образование относится к третичному периоду, хотя в качестве глубоководного бассейна оно окончательно оформилось лишь в четвертичном периоде. Фауна Байкала имеет несомненно длительную историю. В основном она сложилась в третичное время из элементов, проникших сюда, вероятно, из остатков среднеазиатского моря Тетис, а также из пресных вод Ангарского материка, на котором образовалась система больших озер. И в районе Байкала имелось несколько больших озер, что могло привести к образованию ряда изолированных местных форм, которые затем вселились в Байкал. Этим объясняется то, что байкальские бычки-подкаменщики имеют морское происхождение, некоторые байкальские гаммариды близки к каспийским, байкальская полихета *Manayunkia baicalensis* и 3 вида бычков-подкаменщиков из байкальских родов найдены и в озерах Ципо-Ципиканской системы в бассейне реки Лены, а моллюски из байкальских родов *Kobeltocochlea* и *Choanomphalus* живут в озере Косогол. Наконец, уже в четвертичном периоде в Байкал проникли, вероятно с севера по сибирским рекам, тюлень (*Phoca sibirica*) и омуль (*Coregonus migratorius*). Это, однако, все только единичные формы. Несомненно, что в целом своеобразная фауна Байкала сформировалась на месте. Многообразие байкальских планарий (10—12 родов, содержащих около 80 эндемичных видов *Triclada*) несомненно образовалось в самом Байкале. Иногда они достигают огромной величины — до 30 см в длину и 4—5 см в ширину — и блещут самыми разнообразными красками и сложными рисунками. Общее количество особей чрезвычайно велико. Все байкальские *Triclada* представляют единую группу близкородственных форм. Кроме того, в Байкале образовались многочисленные эндемичные виды, роды и даже семейства кольчатых червей, моллюсков, равноногих ракообразных (Isopoda) и бокоплавов (Amphipoda), а также эндемичные подсемейства и семейства рыб. Весьма замечательны байкальские бокоплавы. Они представлены единственным семейством Gammaridae, насчитывающим, однако, здесь 37 родов и около 300 видов и подвидов (А. Я. Базикалова). Это около $^1/_3$ всех видов и более $^1/_3$ всех родов Gammaridae, известных в пресных и морских водах всего земного шара. Байкальские Gammaridae необычно разнообразны как по внешнему виду, так и по экологической характеристике. Среди них имеются и небольшие, ничем не защищенные формы и необычно вооруженные выростами мощного панциря, а также и настоящие гиганты. Есть один пелагический вид, однако огромное большинство гаммарид является обитателями дна, причем, кроме литоральных, существуют и абиссальные виды с редуцированными глазами, не встречающиеся на глубинах менее 500 м (*Ommatogammarus*, *Eulimnogammarus*, *Abyssogammarus*, *Bathygammarus*, *Garjajewia*).

Большинство видов широко распространены по всему Байкалу, но обычно они приурочены к определенным грунтам. Различаются они и по роду питания (хищные, растительноядные, детритоядные), по подвижности и по образу жизни. Источниками происхождения всего этого многообразия являются очень немногие формы. Некоторая дифференциация могла начаться в системе озер Байкальского района, однако основное видообразование, и особенно выделение глубинных форм, явно имело место в самом Байкале уже в четвертичном периоде, когда произошло опускание дна до больших глубин (1740 м), что и послужило основой своеобразного режима этого огромного озера. Температурный режим привел к почти полной изоляции озера экологическим барьером от окружающей его со всех сторон общесибирской пресноводной фауны. Последняя почти сплошь населяет

устья рек, прибрежные озера и даже заливы и бухты, связанные с Байкалом более узкими протоками. Барьером являются температурные различия. В бухтах и озерах летом придонная температура воды достигает на глубине 3—5 м 22—23°. В самом Байкале на тех же глубинах температура в середине лета едва поднимается ненадолго до 12—13°, но при усилении ветра даже у берега резко падает иногда до 4—5°. Низкие температуры Байкала не допускают созревания половых продуктов и нормального развития озерных и речных представителей сибирской фауны. В переходных зонах гибнут не только личинки и молодь, но даже взрослые животные. С другой стороны, байкальская фауна крайне стенотермна и совершенно не выносит нагревания воды. Единственный путь, по которому байкальские формы выносятся за пределы Байкала, — это река Ангара, которая у истока имеет ту же температуру воды (Кожов).

В таком большом озере, как Байкал, конечно, возможно и территориальное обособление, в особенности вследствие наличия глубоких впадин. Это несомненно повлияло на дифференциацию форм у планарий и моллюсков, но вряд ли имело большое значение для видообразования весьма подвижных гаммарид. В основном у гаммарид произошло экологическое расхождение, и это расхождение продолжается и в настоящее время.

Из моллюсков интересно эндемичное семейство Baicaliidae (Gastropoda), представленное в Байкале двумя родами с 34 видами, различающимися по форме, величине и разнообразной структуре раковины в виде килей, ребер, бугорков и тончайшей исчерченности поверхности. Все эти виды произошли из немногих форм, населявших третичные водоемы, и несомненно дивергировали и в самом Байкале (Кожов).

В основе видообразования байкальских бычков-подкаменщиков безусловно лежит экологическое расхождение. Никаких преград для их свободного передвижения нет, между тем в Байкале имеются 2 эндемичных подсемейства: Cottocomephorinae с 5 родами и Abyssocottinae с 3 родами, а также эндемичное семейство Comephoridae с двумя видами рода *Comephorus*. Эти рыбы населяют весь Байкал, спускаясь до глубин в 1000 м и более. Наибольшее разнообразие форм наблюдается на глубинах более 100—200 м. Эта богатая радиация байкальских бычков-подкаменщиков объясняется неисчерпаемыми запасами пищевого материала, состоящего в основном из бокоплавов (параллельно шло и расхождение по биотопам, занятым бокоплавами), и отсутствием истребления со стороны хищников. В Байкале имеются, правда, и многие другие рыбы — все это, однако, совсем недавние иммигранты общесибирской фауны. Среди них есть и хищники, уничтожающие особенно личинок и мальков, но также и взрослых бычков. Однако все эти хищники держатся только на мелководье и явно сокращают численность и многообразие обитающих здесь видов бычков. Сильно истребляются лишь мелководные *Cottus kneri* и представители пелагического рода *Cottocomephorus*, которые как раз наименее изменчивы.

Экологическое расообразование не прекратилось и в настоящее время. Оба вида *Cottocomephorus* распадаются на расы, отличающиеся сроками икрометания. Наиболее, однако, уклонились в своей эволюции голомянки (*Comephorus*), эти удивительные, живородящие, совершенно прозрачные пелагические рыбы с огромными грудными плавниками. Так как все бычки-подкаменщики питаются гаммаридами, то их эволюция протекала параллельно. Донные формы бычков распределяются по грунтам соответственно распределению различных гаммарид. Выделение нектобентических и пелагических гаммарид привело и к образованию пелагических бычков (*Cottocomephorus*). Наиболее специализированная пелагическая форма — голомянка (*Comephorus*) — является резким стенофагом и питается только наиболее специализированной пелагической формой бокоплавов — *Macrohectopus* (Талиев).

Лососевые рыбы рода *Coregonus* — несомненно недавние вселенцы в озеро Байкал. Однако эндемичный омуль *C. migratorius* распадается по меньшей мере на 3 расы, мечущие икру в устьях разных рек, впадающих в Байкал. Обыкновенный сиг *C. lavaretus* образует также ряд рас, отличающихся местами и временем нереста: некоторые расы нерестятся в самом озере, другие — в реках. Хариус *Thymallus arcticus* также образует особые байкальские расы.

Во всех этих случаях видообразование и эволюция шли очень быстро, однако эта скорость все же не может быть точно учтена. Замечательный пример исключительно быстрой «эксплозивной» эволюции дают эндемичные рыбы озера Ланао на острове Минданао (Южные Филиппины). Это озеро имеет вулканическое происхождение, и его возраст исчисляется геологами примерно в 10 000 лет. Заселяющие его рыбы имеют несомненно местное происхождение от одного широко распространенного вида *Barbus binotatus*, который распадается на ряд рас, живущих в разных реках на низменностях острова. Два-три очень близких вида живут в озере и во впадающих в него ручьях. В самом озере имеется не менее 18 эндемичных видов. Из них 13 относятся к роду *Puntius* (очень близкому к *Barbus*), а 5 остальных — к четырем родам *Mandibulacra*, *Ospatulus*, *Spratellicypris*, *Cephalakompsus*, имеющим явно такое же происхождение, но сильно уклонившимся от исходного рода. Особенно велико расхождение по строению нижней челюсти. Масштаб этих изменений выходит за пределы того, что известно во всем обширном семействе Cyprinidae. Таким образом, в благоприятных условиях размножения и экологического распределения за такой короткий срок, как 10 000 лет, возможно развитие особенностей, приближающихся по своему масштабу к различиям между семействами (A. Herre, G. Myers).

Подобные же благоприятные условия встречают иногда иммигранты, попадающие на более крупные острова вулканического происхождения. Для океанических островов вообще характерна случайность заноса организмов, и поэтому их фауна обычно крайне бедна, хотя иногда на них имеются благоприятные условия для жизни и размножения. Примером таких островов как раз и являются знаменитые Галапагосские острова, исследованные Дарвином. Здесь оказалось очень много эндемиков, из которых особое внимание привлекают многообразные формы вьюрков эндемичного подсемейства Geospizinae. Таково же положение еще гораздо более богатой и своеобразной фауны Гавайских островов. Здесь образовалось огромное число видов улиток семейства Achatinellidae (около 300 видов), множество эндемичных долгоносиков рода *Protherinus* (150 видов), клопов и многих других насекомых, а также возникли замечательные птицы-цветочницы семейства Drepanididae. Последние произошли, по-видимому, от вьюрков, близких к обыкновенному щеглу (*Carduelis*), и дали начало необычайному разнообразию форм (не менее 18 родов), приспособленных к различному образу жизни и разному питанию — от зерноядных и даже орехоядных до насекомоядных (включая дятлообразные формы). Имеются и формы, питающиеся нектаром (рис. 124). Эти острова имеют очень длительную историю и были заселены случайными иммигрантами.

Однако и европейские острова, которые сравнительно недавно утратили связь с материком и его фауной, все же послужили местом образования многих новых видов и подвидов. В этом случае мы подходим ближе и к другому вопросу — о роли изоляции в эволюции и видообразовании.

Ранее уже отмечалось значение больших пространств с разнообразными и изменчивыми условиями для быстрой эволюции. Теперь следует подчеркнуть, что изоляция на малых пространствах, в особенности при однообразных и устойчивых условиях существования, не способствует прогрессивной эволюции. На давно изолированных материках и особенно островах вся флора и фауна характеризуется общей отсталостью и иногда даже архаичностью населяющих их организмов. Вспомним оригинальных и примитивных птиц Южной Америки — тинаму, гоацина и нанду, сумчатых *Didelphys* и *Caenolestes*, броненосцев и ленивцев, пекари, тапира и лам и, наконец, широконосых обезьян Нового Света. Австралия, которая была еще более изолирована, оказалась в роли настоящего резервата архаичных форм: клоачные — ехидна и утконос, большое разнообразие сумчатых, австралийский страус эму, казуар и «мезозойская» двоякодышащая рыба *Neoceratodus* — вот неполный перечень форм, сохранивших общие признаки организации мезозойских животных. К этому следует добавить и полное отсутствие плацентарных млекопитающих (за исключением летучих мышей и животных, ввезенных человеком). В Новой Зеландии сохранилась совершенно архаичная ящерообразная *Hatteria* (*Sphenodon*). Остров Мадагаскар, не так давно отделившийся от африканского материка, характеризуется также весьма отсталой фауной: здесь сохранились примитивнейшие насекомоядные — тенреки (*Centetes*), относительно примитивные хищники — виверры, полуобезьяны — лемуры и долгопят (*Tarsius*). Вместе с тем на Мадагаскаре отсутствуют высшие копытные и крупные хищники Африки. Условия существования здесь, однако, очень благоприятные и довольно разнообразны, и это привело к богатейшей радиации некоторых форм, в особенности хамелеонов и лемуров (о хомяках уже говорилось).

Как было показано, общая отсталость живого населения изолированных территорий, т. е. медленность эволюции, вовсе не исключает видообразования и дивергенции форм. Наоборот, условия жизни на островах, как и все формы изоляции вообще, способствуют образованию именно локальных форм: подвидов, видов, родов, а иногда, при благоприятных условиях и длительной изоляции, и семейств (Geospizinae Галапагосских островов, Achatinellidae и Drepanididae Гавайских). Однако никогда на островах не зарождались принципиально новые формы организации, которые можно было бы считать выражением существенного общего прогресса. Вместе с тем видообразовательное значение изоляции как раз лучше всего демонстрируется при сопоставлении островных видов и подвидов.

Скорость видообразования иногда может быть оценена и в единицах астрономического времени, как например в случае образования новых родов рыб семейства Cyprinidae в озере Ланао, о чем упоминалось выше. Многие европейские острова, отделившиеся лишь в послеледниковое время, имеют уже свои эндемичные виды и подвиды животных. Интересны в этом отношении ящерицы адриатических островов у далматского побережья Югославии, изученные Г. Крамером и Р. Мертенсом (G. Kramer, R. Mertens), позднее М. Радовановичем (M. Radovanović). Эти острова образовались в результате опускания суши, соединявшей Апеннинский полуостров с Балканским. Поэтому они населены обычной в Югославии *Lacerta melisellensis* и итальянской *L. siculi*. Обособление островов происходило в течение последних тысячелетий, а некоторые из них отделились только на протяжении последних столетий. И все же на этих островах Адриатики уже образовалось много подвидов, рас и популяций, ясно различающихся по окраске, величине, относительной длине хвоста, числу спинных чешуй, числу бедренных пор и т. п. При этом оказалось, что на малых островах расообразование шло даже значительно быстрее, чем на крупных. Скорость видообразования определялась здесь не только изоляцией. Она поддерживалась также отсутствием врагов и интенсивной внутривидовой конкуренцией при ограниченности пищевых ресурсов (Радованович).

Известны примеры и еще более быстрого образования довольно заметных отличий. Сиги Боденского озера, пересаженные в Лаахово озеро,

хорошо размножились и за 40 лет, т. е. за 7 поколений, заметно изменились (число жаберных тычинок удвоилось, увеличилась их относительная длина).

Значение изоляции особенно ясно проявляется у малоподвижных животных, и классическим объектом для изучения этого вопроса служат наземные улитки, которые нередко образуют многочисленные локальные формы. В этом случае, особенно при изоляции на небольших пространствах, речь идет, однако, в основном о фиксировании генетических особенностей исходных особей и о приспособлении данной популяции к чисто местным условиям существования. Эволюция большого масштаба всегда требует больших пространств и многообразия условий существования.

Рассмотрев в отдельности роль экологических факторов, и в частности значение биоценотических соотношений для эволюции и видообразования, мы видим их сложную взаимосвязь. Общая картина все же ясна. Максимальные темпы эволюции определяются всегда не одним каким-либо фактором, а оптимальным сочетанием целого ряда факторов.

Наличие таких сочетаний объясняет явления, которые на первый взгляд кажутся парадоксальными. Казалось бы, условия тропического климата с интенсивной солнечной радиацией, высокой влажностью и круглогодичной вегетацией особенно благоприятны не только для жизни и размножения, но и для быстрой эволюции растительного, а следовательно, и животного населения. Между тем как флора, так и фауна тропиков, хотя и поражают своим обилием и разнообразием, являются по существу консервативными. Именно здесь сохранились многие наиболее примитивные растения и животные, производящие впечатление живых ископаемых. Это касается, однако, не только отдельных представителей, которые, быть может, лишь сохранились, т. е. выжили в благоприятных условиях существования, но характеризует действительно всю фауну и всю флору тропиков при их сравнении с флорой и фауной континентальных областей средних широт. Объясняется это неблагоприятным сочетанием некоторых факторов. Хотя в тропиках и наблюдается необычайное разнообразие видов, но каждый вид представлен небольшим числом особей, и поэтому внутривидовое соревнование в овладении жизненными средствами не играет большой роли. Наоборот, очень большое значение имеет межвидовая конкуренция, а также прямое истребление многочисленными хищниками и гибель от паразитарных инвазий и болезней. Сочетание этих неблагоприятных факторов — малой напряженности внутривидового соревнования, интенсивной межвидовой конкуренции и прямого истребления, а также малочисленности популяций — ведет к значительному снижению темпов прогрессивной эволюции (но не видообразования!). Кроме этого, общее постоянство условий существования, почти не менявшееся в экваториальных областях на протяжении целых эпох, также способствовало лишь дифференциации и специализации форм соответственно многочисленным экологическим нишам, а не общей прогрессивной эволюции.

С другой стороны, в умеренном и континентальном климатах имеется благоприятное сочетание обеспеченности жизненными средствами и относительно малого влияния хищников, паразитов и межвидовой конкуренции. Первое обусловлено достаточно интенсивной солнечной радиацией в весенне-летнее время и, следовательно, богатым растительным покровом, обеспечивающим питание и размножение животных. Второе определяется суровыми климатическими условиями с холодными зимами. Это ограничивает возможность заселения стран умеренного климата лишь немногими, наиболее выносливыми видами. Поэтому видовое разнообразие здесь невелико, но зато каждый вид представлен относительно большим числом особей. Внутривидовое соревнование как основная движущая сила эволюции достигает здесь высокой напряженности. Большая величина популяций и их широкое распространение на больших пространствах с разнообразными местными условиями, а нередко и вынужденные миграции дополняют это благоприятное для эволюции сочетание.

Кроме этого, вековые геофизические преобразования, приводившие как раз в средних и высоких широтах к значительным изменениям в климатах, вызывали также перераспределение растительного и животного населения. Это были большие пертурбации, которые приводили, с одной стороны, к вымиранию многих форм, но, с другой стороны, и к прогрессивной эволюции и распространению более устойчивых представителей флоры и фауны.

Благоприятные для эволюции сочетания создавались издавна и человеком для сельскохозяйственных культур. Кроме бессознательного вначале искусственного отбора, их прогрессу способствовал и естественный отбор в условиях снабжения жизненными средствами (обработка почвы, кормление), с одной стороны, и борьбы с вредителями и конкурентами — с другой. Практика одновидовых насаждений приводила к тому, что конкуренция ограничивалась внутривидовыми соотношениями. Борьба с засоряющими растениями и вредителями не могла, однако, быть совершенной. Поэтому для некоторых сорняков и вредителей создавались благоприятные условия приспособления к культурным посевам, и они также иногда претерпевали быструю эволюцию (гл. III, 3).

Резюмируя сказанное об экологических и биоценотических соотношениях как факторах эволюции, мы отмечаем еще раз условия, определяющие максимальные ее скорости. Основным является наличие достаточно устойчивой кормовой базы и других условий, допускающих возможность размножения, т. е. отсутствие острой межвидовой конкуренции и истребления хищниками и паразитами. Разбивка на достаточно многочисленные полуизолированные популяции с систематическим обменом мигрантами и колебания численности создают дальнейшие условия для возможности быстрой эволюции. Существенным фактором является также и многообразие условий существования на больших пространствах, а также изменение этих условий и во времени. Главное значение всех рассмотренных факторов в том, что они определяют достаточную изменчивость, допускают повышение интенсивности размножения и достижение известной плотности населения, при которой возможно наиболее эффективное внутривидовое соревнование особей.

Рассмотрев эти соотношения, мы, следовательно, подошли вплотную к вопросу о значении дарвиновских факторов — внутривидового соревнования и его проявлений в виде избирательной элиминации и естественного отбора, т. е. к вопросу о значении внутренних движущих сил вида как эволюирующей системы. Вследствие геометрической прогрессии размножения, по Дарвину, даже медленно размножающиеся организмы должны быстро достигнуть максимальной плотности населения, допускаемой продуцируемым в данном биогеоценозе количеством жизненных средств. Конечно, это лишь в том случае, если размножение данного вида организмов не ограничивается истребляющими факторами, нарастающими вместе с ростом населения (хищники, паразиты, болезни). С увеличением плотности населения достигает все большей напряженности активное соревнование особей в добывании жизненных средств. С другой стороны, с ростом численности хищников и паразитов возрастает значение пассивного соревнования в средствах защиты от истребляющих факторов. Формы и интенсивность соревнования и элиминации и определяют основные направления эволюции и ее скорость. В первом случае они ведут

к возрастанию активности организма и ускорению темпов прогрессивной эволюции. Во втором случае соревнование и элиминация ведут к развитию средств защиты, часто к снижению активности, к использованию укрытий или к ночному образу жизни, нередко к увеличению плодовитости, к раннему созреванию, недоразвитию, измельчанию. Большая истребляемость не может вывести организм на путь прогрессивной эволюции. Переходя к внутривидовым факторам, определяющим темп эволюции, мы должны отметить, кроме напряженности соревнования, определяющего скорость естественного отбора, еще и значение наследственной изменчивости, а также наличия вариантов, имеющих положительное значение при отборе.

В природной обстановке генетическое многообразие форм внутри данной популяции и всего вида в целом всегда поддерживается разнообразием используемых им биотопов и колебаниями в условиях существования. В этом именно и состоит положительное значение рассмотренных геофизических и экологических факторов. В переменчивых условиях существования большую роль играет динамичность структуры популяции, которая позволяет хотя бы части популяции пережить любые неблагоприятные изменения. Вместе с тем она дает возможность быстро перестроиться, если такие изменения приобретают длительный характер.

Мы видели, что быстрая эволюция возможна лишь при наличии условий для успешного размножения (т. е. пищевой базы, отсутствия конкурентов и истребляющих факторов большой силы). В этом случае размножение ведет к достижению известной плотности населения, при которой более ясно проявляется соревнование особей в их борьбе за жизненные средства. Для альтернативных вариантов напряженность соревнования достигает максимума при равенстве их концентраций. Для гетерозиготы, имеющей одинаковые преимущества перед обеими гомозиготами, напряженность соревнования с ними достигает максимума при 50%, т. е. при максимальной ее концентрации. Эти концентрации являются оптимальными и для возможной скорости отбора (при небольшом коэффициенте селекции). Последняя определяется, однако, прежде всего величиной селекционного преимущества. Чем выше последнее, тем больше скорость отбора даже при малых концентрациях (в особенности при доминировании; см. гл. III, 3).

Селекционное преимущество, его величина, а следовательно, и скорость естественного отбора являются, однако, величинами переменными, так как зависят от положения организма (популяции) во внешней среде, а следовательно, и от переменчивых факторов этой среды. Отдельные популяции попадают в различные локальные условия. Естественный отбор получает различное направление, и это ведет к установлению генетических различий между популяциями. Однако отсутствие полной изоляции и обмен мигрантами не только способствуют поддержанию генетического многообразия, но могут привести и к распространению ценных комбинаций, зафиксированных в некоторых локальных условиях. Положительное значение имеют также колебания численности популяций. Однако если осуществляется захват новых территорий со свободными экологическими нишами, то это ставит организм, как мы видели, в особенно благоприятное положение, при котором сочетаются возможности значительного размножения со сменой факторов внешней среды.

Большое значение для прогрессивной эволюции имеют и изменения во времени, как случайные, так и периодические. Все они ставят организм каждый раз в новое положение, ведут к изменению генетической структуры популяции и тем самым поддерживают ее многообразие и эволюционную пластичность. Постоянная смена условий дает всегда преимущества более стабильной организации, оснащенной системой регуляторных механизмов. Вместе с тем развитие регуляторных механизмов создает все условия для дальнейшего усложнения генетической структуры популяции и ускорения темпов эволюции.

Наконец, нельзя не отметить, что и способность к приспособительному реагированию развивающихся особей на изменения в факторах внешней среды также играет положительную роль в процессах эволюции. Эта способность к индивидуальным приспособительным изменениям (модификациям), конечно, сама приобретается в процессе эволюции в результате естественного отбора наиболее благоприятных форм реагирования (гл. II, 3). Однако если такие формы реагирования выработались, то они могут приобрести большое значение в дальнейшей эволюции организма. Как и другие регуляторные механизмы, они прежде всего позволяют накапливать большое число мутаций в скрытом виде. Во-вторых, способность к приспособительным модификациям допускает непосредственное расселение организма в новых биотопах, если условия жизни в них укладываются в пределы норм его приспособительного реагирования.

Именно у животных большое значение приобретают формы легко обратимого физиологического реагирования, которые проявляются, в частности, в виде приспособительного поведения. Они в свою очередь способствуют процветанию вида и его дальнейшей прогрессивной эволюции.

Рассмотрение факторов, определяющих формы и скорость эволюции, показало нам не только их сложность, но и изменение их значения при достижении разных уровней организации. В процессе самой эволюции возникают новые факторы, приобретающие все большее значение. Они ведут к усложнению, но вместе с тем и к самоускорению эволюции у высших форм организации.

Особое значение имеют при этом интеграция наследственной структуры особи и интеграция механизмов индивидуального развития, ведущие к максимальной стабильности фенотипа особи в переменчивых условиях существования, и интеграция генетической системы популяции, ведущая к максимальной ее эволюционной пластичности (мобильности). Известное значение приобретает и индивидуальная интеграция в стадах и колониях. Однако наиболее значительную роль играет надпопуляционная интеграция в системе вида в целом. Она ведет при межгрупповом соревновании в темпах эволюции к отбору механизмов, обеспечивающих максимально возможные их скорости.

Часть третья

Морфологические проблемы эволюции

ГЛАВА VI

ПРОБЛЕМА КОРРЕЛЯЦИЙ В РАЗВИТИИ ОРГАНИЗМОВ

. . . вся организация во время роста и развития находится в такой тесной взаимной связи, что, когда слабые изменения проявляются в какой-нибудь одной части и накопляются естественным отбором, другие части также претерпевают изменения.

Ч. Дарвин.

1. ИСТОРИЯ ВОПРОСА О ЦЕЛОСТНОСТИ ОРГАНИЗМА В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Морфологическая и функциональная целостность организма в его жизненных проявлениях столь очевидна, что никогда никакие сомнения на этот счет и не возникали. Вопрос может быть поставлен лишь о независимости частей в процессах их индивидуального и исторического развития.

Уже во взглядах греческих философов заключались зародыши современной противоречивости представлений. Наибольшее значение для развития биологии имели воззрения Аристотеля, который при сравнении различных организмов установил единство их строения и обосновал учение о морфологическом сходстве, выражающемся в положении и строении органов у разных животных (современная гомология органов). Еще важнее то, что он развил представление о соотношении органов, о взаимозависимостях в их строении. Аристотель высказал положение: «Природа дает одной части то, что она забирает у другой части», положение в высшей степени близкое к «закону равновесия органов», который был сформулирован Ж. Сент-Илером лишь в начале прошлого столетия.

Наибольшее значение в истории вопроса о взаимозависимостях частей организма имели, однако, взгляды Ж. Кювье. По его воззрениям, организм является целостной системой, строение которой определяется ее функциями. Отдельные части и органы находятся во взаимной связи, их функции согласованы и приспособлены к известным условиям внешней среды. Это выражается в двух следующих знаменитых положениях Кювье.

1. Принцип условий существования. «Так как ничто не может существовать без выполнения условий, которые делают это существование возможным, различные части каждого существа должны быть таким образом координированы, чтобы сделать возможным существование данного существа как целого не только в самом себе, но также в его отношениях с другими существами». «Это — принцип условий существования, обыкновенно называемый принципом конечных причин».

2. Принцип корреляций. «Так как все органы животного образуют единую систему, части которой зависят друг от друга и действуют и противодействуют одна по отношению другой, никакое изменение не может обнаружиться в одной части без того, чтобы не вызвать соответствующие изменения во всех остальных частях».

Первый закон говорит о приспособленности всего организма к условиям внешней среды (в том числе и к другим организмам), второй закон — о взаимозависимости частей и органов внутри организма в процессах их изменения. Это — замечательные эмпирические обобщения, которые полностью сохранили свое значение и в настоящее время.

Вместе с тем, однако, Кювье было чуждо понимание исторического становления организмов, что ясно видно из формулировки принципа условий существования. Все его представления были телеологичными: «Всякое организованное существо образует целое, единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг другу и содействуют путем взаимного влияния одной конечной цели».

Значение принципа условий существования было полностью расшифровано Дарвином в его теории естественного отбора: координация частей есть результат исторического процесса приспособления организма к условиям жизни.

Ч. Дарвин прекрасно понимал и значение принципа корреляций. Он многократно останавливался на «соотносительной изменчивости» и на корреляциях в развитии различных частей организма. Однако эта проблема в целом не была тогда еще разрешена вследствие незнания самого существа коррелятивных зависимостей. Дарвин пишет в «Происхождении видов»: «. . . следует постоянно помнить, что, когда видоизменяется одна часть, то же случается и с другими вследствие причин, не вполне выясненных, каковы, например, усиленный или уменьшенный приток пищи к одной части, взаимное давление частей, причем развившаяся раньше часть угнетающим образом действует на развивающуюся вслед за нею, и так далее, — равно как вследствие других причин, приводящих к многочисленным и таинственным фактам соотношения, которых мы совершенно не понимаем».

Главное внимание Дарвина было все же сосредоточено на приспособлениях организма к внешней среде и на усложнении его строения как наиболее яркой характеристике эволюционного процесса.

После Дарвина представление о целостности развивающегося организма было разрушено, главным образом вследствие распространения взглядов Вейсмана. Теория наследственности и индивидуального развития Вейсмана логически связана с представлением о самостоятельности частей организма в их историческом развитии. Если части независимы в своем индивидуальном развитии, то они и в изменениях этого развития также оказываются независимыми. Следовательно, предполагается, что в мутациях мы имеем независимые изменения признаков и частей, а в эволюции — результат комбинирования и накопления таких независимых изменений при участии естественного отбора.

Опровержение этой «мозаичной» теории развития не повлекло за собой естественного, казалось бы, падения представлений о мозаичном характере эволюционного процесса. Наоборот, эти воззрения были восприняты неодарвинизмом, а затем и генетикой в связи с крупными достижениями на пути анализа материальных основ наследственности, так как генетиками действительно была установлена дискретность наследственных факторов и независимость в их распределении среди потомков. На наследственные факторы — гены — стали смотреть как на определители известных признаков или свойств организма.

Таким образом, неодарвинисты и генетики в начальном периоде развития этих наук разложили организм на отдельные части, утеряли связь этих частей и представили себе эволюцию как результат независимых друг от друга изменений в отдельных признаках. В процессе эволюции, связанном с отбором и накоплением таких мутаций, т. е. изменений отдельных признаков организма, происходит как бы постепенная замена отдельных камешков мозаичной картины. Преобразования организма осуществляются в результате как бы свободной перекомбинации призна-

ков. Эти взгляды имели в свое время до известной степени прогрессивное значение. Концентрация внимания исследователя на отдельных признаках была условием, позволившим вскрыть элементарные законы наследственности, как они были даны Менделем и рядом позднейших исследователей. Когда эти основные закономерности были найдены и объяснены, то сразу же стали накапливаться факты, противоречащие допущенным представлениям. Первым противоречием было обнаружение явления сцепления, которое послужило основой хромосомной теории наследственности. Вторым противоречием оказалось открытие явлений множественного выражения у одного наследственного фактора (плейотропия мутаций). Третье противоречие выявилось при открытии факта взаимодействия генов в развитии признаков, и в частности при обнаружении влияния всего генотипа на выражение изменения отдельного гена. Наконец, четвертым противоречием стали факты сложнейшего взаимодействия частей развивающегося организма (собственно корреляции). Таким образом, была вскрыта сложнейшая система связей, объединяющая в одно целое как элементы наследственной субстанции и протекающие при их участии внутриклеточные биохимические процессы, так и части, органы и признаки развивающегося организма.

В противовес грубо механистическим представлениям неодарвинизма уже с конца прошлого века развивались идеалистические взгляды неовиталистов. Поход против механицизма был начат Г. Дришем. Показав на экспериментальном материале целостность развивающегося организма, даже на самых ранних его стадиях — на стадиях дробления, Дриш отказывается от всякого материализма вообще. Исходя из представления об организме как о развивающейся машине, Дриш показывает невозможность такой непрерывно делящейся машины, сохраняющей при этом свою целостность. Не будучи все же в состоянии отделаться от этих взглядов, Дриш находит выход из положения, прибавляя к машине «инженера-конструктора». Дриш возвращается к представлениям, близким к аристотелевским, и говорит об энтелехии как о сверхматериальном факторе, обусловливающем целеустремленное развитие организма.

Еще недавно проблема целостности организма находилась в центре внимания биологической мысли за рубежом. Значительная литература посвящалась этой проблеме как в Англии, так и в других странах. Однако вся эта литература показывает лишь резко выраженные идеалистические позиции ее авторов. Научное ее значение невелико, хотя она и использовала почти весь эмпирический материал современной биологии. Особого внимания заслуживает течение, известное под названием холизма. Сторонники этого течения противопоставляют себя в учении о целостности организма не только механистам, но и виталистам, в частности Дришу, поскольку в неовитализме действительно заключается и грубый механицизм (организм — машина), и характерный для последнего элементаризм (разложение на элементарные жизненные единицы).

В представлениях холистов целостность организмов обосновывается физиологически, и этим вновь подчеркивается тот же дуализм воззрений. Форма сама по себе является, по их взглядам, лишь суммативной системой (т. е. той же мозаикой); при жизни она лишь подчиняется той или иной функциональной системе. Ц е л о е предшествует своим членам или органам и о п р е д е л я е т д о к о н ц а в с е и х с в о й с т в а. Таким образом, функциональное целое обособлено от частей и стоит над формой. Мы не можем не подчеркнуть, что в указанной трактовке целого ясно видны все обычные ошибки метафизического мышления, и считаем, что «метабиология» холистов есть лишь разновидность метафизики. Целостность мыслится по меньшей мере как какое-то особое «свойство» живого организма — не анализируемый далее творческий

фактор. Понятно, что такое понимание целостности организма не имеет научной ценности.

На нашей обязанности лежит проведение действительно научного анализа интегрирующих, т. е. объединяющих, факторов и их роли в развитии организмов. Вскрытие материальной природы этих факторов должно нам помочь в понимании как индивидуального развития, так и эволюции организмов. Изучение конкретных взаимозависимостей частей, т. е. корреляций, должно способствовать дальнейшей разработке эволюционной теории, в которой до сих пор уделялось слишком мало внимания значению интегрирующих факторов в эволюции организмов.

Термин «корреляция» означает буквально соотношение. Он нередко употребляется для обозначения статических соотношений. Однако уже у Кювье он применялся при сравнении и означал взаимозависимость в изменениях. Можно показать, что усложнение организации с необходимостью ведет к установлению новых зависимостей и усложнению всей системы связей.

Основным принципом прогрессивного усложнения организации является установленный Г. Мильн-Эдвардсом (H. Milne-Edwards) принцип дифференциации, основанной на разделении труда. Целое, несущее общие жизненные функции, расчленяется на части с разными более специальными функциями. Целое дифференцируется, а части специализируются. Отдельные части организма получают свои специфические функции. Однако жизнь любой части обеспечивается целым рядом общих функций, в особенности функций обмена, без которых нет жизни. В этих функциях любая специализированная часть всегда связана с остальным организмом, и чем более она специализирована, тем более она становится зависимой от других частей, обеспечивающих выполнение основных жизненных функций всего организма (функций питания, дыхания, выделения). Таким образом, дифференциация и специализация неизбежно связаны с объединением и соподчинением частей. Из этого ясно выступает возрастающее значение интегрирующих (объединяющих) факторов в более сложных организмах.

Принцип интеграции был впервые ясно сформулирован философом Спенсером. Он означает, как только что объяснялось, прежде всего физиологическую проблему. Однако он имеет и свою морфологическую сторону, которая до сих пор еще мало разработана, хотя Спенсер и указывал на большое значение взаимной приспособленности органов и частей сложного организма.

Если изучение процессов дифференциации являлось до последнего времени основной задачей эволюционной морфологии и в этом отношении достигнуты большие успехи, то процессы интеграции почти полностью выпали из поля зрения исследователей-морфологов. В несколько более ограниченном понимании эти процессы выдвигались в «принципе централизации» (Франц). Централизация означает не только функциональное объединение, но и концентрацию, пространственное объединение частей, связанных общей функцией. Принцип централизации был разработан главным образом в применении к эволюции нервной системы, некоторых сложных аппаратов животных (ротовой аппарат членистоногих и т. п.).

В более широком освещении эти вопросы были подняты А. Н. Северцовым. Процесс приспособления к известным частным условиям среды Северцов называет идиоадаптацией. Это направление эволюции характеризуется преобладанием процессов дифференциации, определяемой этими частными условиями. Процесс общего повышения организации Северцов называет ароморфозом. Этот процесс характеризуется дифференциацией, ведущей к повышению жизнедеятельности организма и нераз-

рывно связанной с интенсификацией и концентрацией функций, с их внутренним согласованием.

Близко подходит к такому пониманию процессов общего повышения организации и немецкий зоолог-дарвинист Р. Гессе. Гессе подчеркивает особое значение образования некоторых систем органов как факторов, обеспечивающих их дальнейший прогресс. Только приобретение многоклеточного строения сделало возможным дифференцировки, которые, характеризуя всех сложных животных, обеспечили их дальнейший прогресс. Уже первое разделение труда между собственно телесными клетками (сомой) и половыми клетками представляет шаг вперед по сравнению с большинством колоний простейших организмов. Дифференцировка на наружный слой тела — первичные покровы, или эктодерму, и внутренний слой — первичную кишку, или энтодерму, обусловленная дальнейшим разделением труда между ними, означает вместе с тем централизацию и рационализацию процесса питания. Образование мезенхимы с широкими межклеточными пространствами в среднем слое тела позволило, с одной стороны, увеличить всасывающую поверхность кишечника путем образования многочисленных выростов и, с другой стороны, обеспечило более равномерное распределение пищевого материала по клеткам тела. Возникновение органов кровообращения объединило эти функции распределения в одной системе для всех частей организма. Только интегрирующая роль кровеносной системы сделала возможными локализацию процессов дыхания и развитие специальных органов дыхания, что в свою очередь подняло энергию жизнедеятельности организма на высшую ступень. Образование выделительной системы в виде сети протонефридиев или в виде вторичной полости тела, связанной с метанефридиями и целомодуктами, означало также концентрацию, а вместе с тем и рационализацию функций выделения. Еще большее значение имели, конечно, процессы дифференцировки, приведшие к образованию нервной системы, несущей основные функции осуществления быстрой связи между всеми частями животного организма. И дальнейшее развитие нервной системы начиная от диффузной нервной системы кишечнополостных животных происходит под знаком все далее идущей дифференцировки в связи с развитием органов чувств, мышечных комплексов и других периферических органов. Эта прогрессивная дифференцировка связана, однако, с дальнейшей централизацией. Объединение всех функций связи в особых центрах приводит к выделению центральной нервной системы со своими дифференцировками, а вместе с тем и со своими внутренними системами связи.

Все эти приобретения сложного организма можно рассматривать как приспособления наиболее широкого значения, которые способствуют повышению общего уровня организации и становятся основой, обеспечивающей возможность дальнейшей прогрессивной эволюции. Такие приспособления накапливаются в организме и приобретают длительное значение типичных организационных признаков, которые в дальнейшей эволюции, как правило, уже не утрачиваются.

Взаимозависимость продуктов дифференцировки, т. е. систем органов, органов и их частей в сложном организме, не только обеспечивает их согласованное функционирование, но и их координированное становление как в индивидуальном, так и в историческом развитии. Значение этой взаимозависимости органов в процессе эволюции было особенно ярко показано А. Н. Северцовым.

Логическое построение Северцова вкратце таково: в процессе эволюции организм приспосабливается к непрерывно изменяющейся среде. Изменения во внешней среде затрагивают непосредственно лишь некоторые органы — эктосоматические по терминологии Северцова. С этими изменениями коррелятивно связаны, однако, и изменения в других —

энтосоматических — органах, и, таким образом, в процессе адаптации меняется весь организм в целом. Интегрирующим фактором, обусловливающим связанность и согласованность изменений отдельных органов, являются здесь функциональные взаимозависимости, или корреляции. Северцов придает очень большое значение и взаимному приспособлению органов в процессах индивидуального развития. В своей гипотезе корреляций он высказывает предположение, что в процессе эволюции происходят наследственные изменения лишь немногих признаков организма, все же остальные признаки, собственно вся организация, изменяются коррелятивно в связи с указанными немногими первичными изменениями. Эта мысль дала впервые совершенно ясное материалистическое разрешение проблемы взаимного приспособления органов, именно проблемы коадаптации, которую Спенсер в свое время не без успеха выдвинул как возражение против дарвиновской теории естественного отбора. Необходимой задачей является поэтому дальнейшая разработка указанной теории корреляций.

В наших рассуждениях факт существования коррелятивных зависимостей берется как данное. Однако ясно, что и сами корреляции создаются в процессе эволюции организма, и, очевидно, они возникают вместе с основными процессами морфологического расчленения организма. Система взаимозависимостей, следовательно, не дана заранее, она сама развивается и усложняется в процессе прогрессивной эволюции организмов. Процессы установления связи, т. е. корреляций между частями организма по мере его дифференциации, мы называем интеграцией (объединением). Процессы интеграции неизменно и неизбежно сопровождают и дополняют процессы дифференциации, и только на основе единства обеих противоположных тенденций возможно прогрессивное развитие организмов. Наибольшая жизнеспособность организма и достигается прежде всего наибольшей согласованностью его частей и их функций.

2. ОРГАНИЗМ КАК ЦЕЛОЕ В ПРОЦЕССЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Процесс индивидуального развития не составляется из одних лишь процессов дифференциации. Дробление яйца не есть разбивка его на независимые друг от друга качественно различные бластомеры и клетки, которые в дальнейшем развиваются путем полного самодифференцирования. Наоборот, бластомеры, зародышевые листки, зачатки органов и тканей находятся в теснейшей взаимозависимости, причем эта взаимосвязь частей является весьма существенным фактором, определяющим дальнейший ход развития.

Любой бластомер, находясь в связи с другими бластомерами, развивается всегда как определенная часть организма. Но тот же бластомер, искусственно отделенный от других бластомеров, развивается уже иначе — дает начало другим частям, которые из него не развились бы при наличии нормальных связей. Более того, в случае так называемых регуляционных яиц (кишечнополостные, иглокожие, ланцетник, позвоночные) один из первых бластомеров, будучи изолирован от других, может дать начало нормальному целому зародышу (рис. 128). Это показывает, что в норме бластомеры не обособлены полностью друг от друга, а связаны в одно целое, что между ними имеется известное взаимодействие, которое определяет дальнейшее течение процессов развития каждого бластомера как части этого целого.

В течение развития происходит последовательное дифференцирование, т. е. обособление, различных частей, связанное с установлением между ними новых соотношений. Начальный формообразовательный процесс —

процесс гаструляции, ведущий к первому расчленению многоклеточного тела зародыша, именно к образованию двух зародышевых листков — эктодермы и энтодермы, приводит в то же самое время эти продукты расчленения к новым соотношениям — к непосредственному контакту своими первично внутренними поверхностями и вместе с тем к совершенно различному положению по отношению к внешней среде (рис. 129). Контакт, наступающий у зародыша амфибий в результате гаструляции между частью первичной энтодермы, именно крышей первичной кишки (дающей позднее хорду и мезодерму), и наружным листком, вызывает определенную реакцию последнего в виде формообразовательных движений, ведущих к образованию нервной пластинки — зачатка центральной нервной системы.

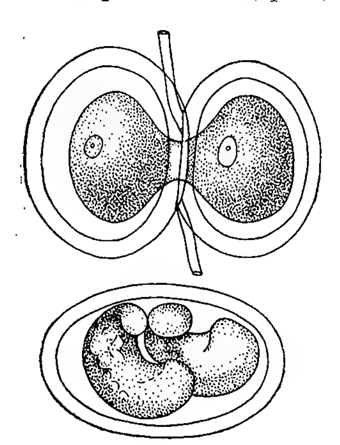


Рис. 128. Перешнуровка яйца тритона.

Из каждой половины развивается хотя и уменьшенный, но целый зародыш.

Образование нервной пластинки, погружающейся под уровень остальной эктодермы, приводит в свою очередь к установлению новых соотношений и дает тем самым толчок для специфической реакции соседних частей эктодермы, выражающейся в образовании зачатков органов обоняния, слуха и др.

Таким образом, последовательное расчленение зародыша связано с формообразовательными процессами, приводящими к новым соотношениям между образовавшимися частями, а эти новые соотношения определяют в свою очередь дальнейшее течение морфогенетических процессов. Экспериментальное нарушение этих зависимостей, или перемещение частей, которые вступают тогда в новые, ненормальные взаимоотношения, ведет, конечно, к нарушению нормального развития организма. При этом следует особо отметить, что точно определенное вмешательство влечет за собой вполне определенную формообразовательную реакцию организма, которая может, таким образом, быть произвольно вызвана экспериментатором (рис. 130).

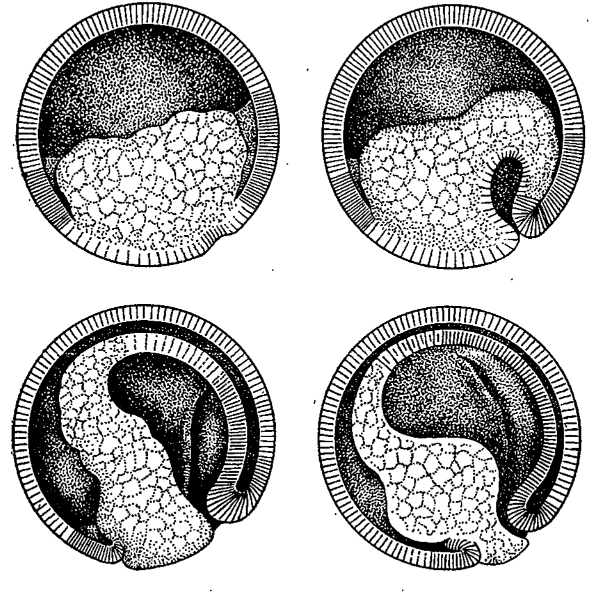


Рис. 129. Гаструляция у амфибий.

В процессе гаструляции устанавливаются новые взаимоотношения между частями зародыша.

После зависимой закладки известных органов обычно отмечается последующая фаза «самодифференцирования» зачатка. Такое, как будто независимое, развитие начинается даже раньше видимого появления зачатка. Поэтому говорят о детерминации материала как о зависимом процессе, связанном с хемодифференциацией клеточных субстанций,

а дальнейшее развитие уже детерминированного материала считают процессом автономным. Эта автономия имеет, однако, весьма относительное значение, и во всяком случае не следует говорить о независимом развитии. Развитие детерминированной части хотя и предопределено в целом, но конкретное оформление зачатка и процессы его дальнейшей дифференциации все же находятся в явной зависимости от непосредственного окружения, от его соотношений с соседними частями организма. Когда же оформление и первые процессы дифференцировки зачатка закончены, развитие приобретает действительно несколько более автономный характер. Явления непосредственного контакта с соседними частями теряют значение факторов, определяющих развитие данной части. Эти связи утрачивают свое формообразовательное значение.

Дальнейшее усложнение строения органа определяется уже взаимодействием частей внутри данного зачатка. Однако вместе с тем начинает проявляться значение других факторов, явно объединяющих все части организма в одно целое. Хотя действие этих факторов проявляется в несколько иной форме, они все же имеют формообразовательное значение. Наблюдаются явления соотносительного роста, а также гормональные влияния на рост и дифференцировку отдельных частей. Вступает в действие трофическое влияние нервной системы, а также косвенное ее влияние на процессы более тонкой дифференцировки через регуляцию функций. Наконец, с началом самостоятельной жизни сформировавшегося уже организма, вступающего в сложные взаимоотношения с факторами внешней среды, начинается нормальная и притом координированная, функциональная деятельность отдельных органов и тканей. Эта функциональная деятельность определяет вместе с тем окончательную отшлифовку внутренних структур.

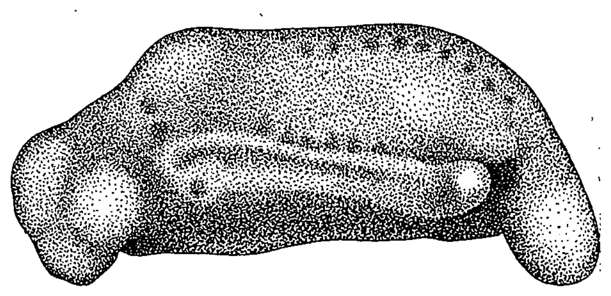


Рис. 130. Развитие добавочных осевых органов в результате пересадки в бок раннего зародыша тритона участка верхней губы бластопора, т. е. материала хордомезодермы. (По Шпеману).

Пример целостной формообразовательной реакции, закономерно наступающей при известных условиях взаимодействия частей (в индукционной системе).

На основании сказанного должно быть ясно, что ни на одной стадии развития организм не является мозаикой частей, органов или признаков. Он развивается всегда как целое, специфически реагирующее на каждой данной стадии. На ранних стадиях почти все реакции организма выявляются главным образом в процессах формообразования. На более поздних стадиях по мере дифференцировки эти реакции постепенно приобретают характер обычных форм жизнедеятельности, специфических для каждого органа. Однако эти типичные функциональные реакции имеют все же и известное формообразовательное значение при окончательной отшлифовке более тонких структур. Таким образом, имеется очень сложная система связей, т. е. корреляций, объединяющих все части развивающегося организма в одно целое. Благодаря наличию этих связей, выступающих в роли основных, внутренних факторов индивидуального развития, из яйца образуется не случайный хаос органов и тканей, а планомерно построенный организм с согласованно функционирующими частями.

Прежде чем перейти к рассмотрению различных форм связи между частями развивающегося организма, мы отметим только еще одну характерную особенность указанных зависимостей. Почти все корреляции

имеют более или менее ясно выраженный регуляторный характер, способствуя при случайных нарушениях восстановлению нормальных соотношений между частями организма. Не только реакции всего организма, но и частные формообразовательные реакции имеют до известной степени целостный характер. Эта целостность любого еще не дифференцированного зачатка выражается не только в процессах его дальнейшего нормального развития, но и при всех попытках его расчленения.

Яйцо можно на первых стадиях дробления разделить на 2—4 части, и каждая часть будет в дальнейшем развиваться как целое и может дать начало нормальному организму уменьшенного размера (рис. 128). Но и зачаток любого сложного органа можно на ранней стадии развития разделить на несколько частей, из которых каждая часть может в подходящих условиях дать начало уменьшенному, но нормально построенному органу. Таким образом, при многих повреждениях зачатков происходит восстановление нормальной структуры органа.

Во всех этих случаях целостность реакции есть необходимое следствие известной однородности данного зачатка на самых ранних стадиях его оформления. Эта однородность имеет, правда, лишь относительный характер. Любой «индифферентный» зачаток обладает все же известной структурой (хотя бы полярной) и своим специфическим положением в системе, совместно определяющими по меньшей мере некоторые различия в процессах обмена веществ. Такие, количественные вначале, различия в распределении веществ и в физиологической активности разных частей яйца или отдельных зачатков развивающегося организма создают известные градации в интенсивности физиологических процессов. По теории Ч. Чайлда (C. Child), возникновение различий происходит именно на основе этих градаций, причем область высшей физиологической активности оказывается доминирующей и дает начало наиболее специализированным структурам. Различные другие дифференцировки возникают на разных иных уровнях градиента, частью в зависимости от предшествующих дифференцировок. В такой градиент-системе имеются все предпосылки для целостных формообразовательных процессов.

Взаимодействующие системы зачатков имеют также обычно регуляторный характер (см. стр. 363). Само взаимодействие определяет развитие нормальных соотношений. Наконец, и функциональные связи имеют такой же как будто «целесообразный» характер, вызывая согласованные изменения связанных частей.

Однако эта целесообразность выражается именно только в нормальных взаимосвязях частей. При экспериментальном их изменении, когда устанавливаются совершенно новые взаимозависимости с иными частями развивающегося организма, возникают и такие реакции, в которых нельзя установить ничего целесообразного (добавочные хрусталики, удвоение осевых органов, лишние конечности и т. п.).

Из сказанного можно сделать заключение, что вся эта «целесообразность» реакций при нормальном контакте одной развивающейся части с другой есть результат исторического развития данных соотношений, т. е. результат эволюции всего механизма индивидуального развития (см. стр. 333). Эта эволюция идет под знаком естественного отбора вполне жизнеспособных, т. е. нормально, гармонично построенных особей.

Типы корреляций

Связь между частями развивающегося организма может осуществляться разными способами: нервная связь, гормональная или вообще химическая, прямой контакт. Зависимость может иметь характер непосредственной или косвенной, прямой или обратной. Две части могут в своих изменениях

зависеть от одной третьей части. Зависимость может выражаться в обратимых или необратимых изменениях. Она может проявляться в морфологических процессах у взрослого животного или в процессах, определяющих закладку и развитие органов у эмбриона, личинки или молодого животного. Можно различать корреляции на основании характера связи либо по характеру осуществляемых изменений (индукции, вызывающие какой-либо морфогенетический процесс, стимуляции, депрессии, подавляющие известные процессы, или, наконец, ассимиляции, т. е. поглощение чуждого материала в формообразовательном процессе). С другой стороны, для понимания закономерностей эволюции важнее уделять главное внимание биологической характеристике самой взаимозависимости. Зависимость может определяться наследственными факторами (генами) через внутриклеточные биохимические процессы и осуществляться в тканях, непосредственно между собой не связанных. Это — геномные корреляции. Она может обусловливаться взаимодействием развивающихся зачатков при их непосредственном контакте (путем передачи веществ от одной части к другой). Это — морфогенетические корреляции (в узком смысле слова). Наконец, взаимозависимость в формообразовании может определяться зависимостью в дефинитивных функциях. Такие взаимозависимости можно назвать эргонтическими (функциональными в узком смысле слова).

Геномные корреляции представляют зависимости в формообразовании частей, обусловленные более или менее непосредственно наследственными факторами развития. Зависимости в развитии различных частей или признаков организма определяются в этих случаях множественным действием наследственных факторов (плейотропия). Связи, покоящиеся на явлениях плейотропии, образуют ту основу, на которой в процессе эволюции вырабатываются и другие взаимозависимости формообразовательных реакций (морфогенетические и эргонтические корреляции). Примером геномных корреляций могут служить следующие зависимости: горох с пурпурными цветами имеет красные пятна в пазухах листьев и отличается серой кожурой семян; мутация дрозофилы с редуцированными крыльями (rudimentary) обладает также укороченными задними ножками; мутация с укороченными ножками (dachs) обладает и измененным жилкованием крыла; мутация с изогнутыми крыльями (bent) обладает и укороченными согнутыми ножками, нарушением расположения щетинок на груди и «погрубением» глаз; полидактилия кур проявляется не только в удвоении первого пальца ног, но и в менее выраженном удвоении первого пальца крыльев.

Такие зависимые изменения могут проявляться и в частях тела, между которыми нет непосредственной связи. Поэтому мы вынуждены смотреть на эти множественные выражения мутаций как на результат изменения во внутриклеточных процессах, получающего разное выражение в различно дифференцированных частях тела.

Морфогенетические корреляции — это взаимозависимости в эпигенетических факторах индивидуального развития. Конечно, и эти взаимозависимости наследственны, т. е. определяются в конечном счете генотипом организма. Однако они реализуются не прямо, а через посредство видимых или во всяком случае ясно анализируемых зависимостей между двумя (и более) морфогенетическими процессами. Чаще всего эти зависимости определяются прямым контактом, при котором происходит передача специфических веществ, или даже непосредственной передачей клеточного материала от одной части к другой.

По новейшим данным, в качестве индуцирующих веществ служат на ранних стадиях развития различные рибонуклеопротеиды, которые могут передаваться по межклеточным связям (J. Brachet). Морфогене-

тическим воздействием обладают, очевидно, и различные метаболиты, которые могут передаваться от одной части к другой, но могут и накапливаться в клеточных сгущениях и оказывать обратное влияние на ядерные субстанции.

Морфогенетические корреляции в особенности характерны для эмбрионального («дофункционального») периода развития и представляют предмет усиленного изучения экспериментальной эмбриологии, или механики развития. Как показывают данные механики развития, на таких морфогенетических корреляциях покоится у позвоночных большинство соотношений в величине, форме и расположении отдельных органов и их частей внутри организма.

На ранних стадиях развития — это зависимости между областями яйца, различающимися по своей структуре и физиологической активности (первичный градиент Чайлда). Позднее подобного рода зависимости устанавливаются внутри любой «недифференцированной» части зародыша, образующей обособленную систему или зачаток: бластодерму, зародышевый листок, крышу первичной кишки (хордомезодерму), нервную пластинку, глазной пузырек, зачаток конечности и т. п. (вторичные градиенты Чайлда). Наблюдается известная полярность или региональность, являющаяся основой для дальнейших дифференцировок. По мере прохождения первых формообразовательных процессов устанавливаются, однако, и новые взаимозависимости между частями различного происхождения.

Многочисленные зависимости этого рода были вскрыты классическими экспериментами Г. Шпемана (H. Spemann) и его школы. Этими экспериментами было показано, что совместный зачаток хорды и мезодермы (крыша первичной кишки) служит в роли индуктора, определяющего при непосредственном контакте развитие центральной нервной системы в прилегающей эктодерме (рис. 129, 130). Соотношения в положении и в размерах осевых органов позвоночных определяются зависимостями в процессах закладки, детерминации и дальнейшего развития этих органов. Соответствие в положении, величине и структуре хрусталика по отношению к глазному бокалу устанавливается в результате подобной же морфологической зависимости (рис. 131). Топографическое соответствие между ушной капсулой черепа и перепончатым лабиринтом определяется зависимостью мезенхимной закладки капсулы от слухового пузырька. Нормальное развитие скелета конечности возможно лишь при взаимодействии мезодермальной закладки конечности с эктодермальным эпителием. Развитие крестцовых ребер определяется у амфибий установлением контакта с подвздошными костями таза. Сегментация спинномозговых ганглиев и нервов зависит от мускульной сегментации.

Можно было бы привести очень много примеров морфогенетических зависимостей на разных стадиях. Во всех этих случаях нарушение положения одного компонента сказывается в виде изменения положения или даже в виде нарушения развития другого компонента корреляционной пары. На ранних стадиях эмбрионального развития эти зависимости бывают чрезвычайно сложными и последовательно охватывают весьма многие части. Так, например, у позвоночных закладка хорды и мезодермы определяет развитие мозга и важнейших органов чувств; зачатки органа обоняния и органа слуха определяют развитие соответствующих скелетных капсул; зачаток глаза определяет развитие хрусталика; хрусталик определяет дифференцировку сетчатки и образование роговицы и т. д.

Таким образом мы в самом деле видим постепенное развертывание последовательных звеньев корреляционной цепи, в которой изменение первого звена неизбежно влечет за собой изменение последующих. Поэтому поле действия ранних взаимозависимостей оказывается обычно весьма широким («организаторы» Шпемана).

Морфогенетические корреляции наблюдаются, однако, не только на ранних стадиях эмбрионального развития, но и вообще на всех стадиях незаконченного еще морфогенеза и захватывают не только основные органы и признаки организационного характера, но и более мелкие особенности, отличающие ту или иную группу организмов, и даже признаки расового характера. К морфогенетическим корреляциям относится, например, зависимость между развитием оперения ног у мохноногих кур и укоро-



Рис. 131. Развитие глазного бокала и хрусталика у амфибий.

1—4 — последовательные стадии развития.
Пример контактного взаимодействия частей (в индукционной системе) как частной формы морфогенетических корреляций.

чением четвертого пальца. Одновременно с укорочением развивается характерный изгиб пальца, а при значительном выражении укорочения недоразвивается и коготь. Эта зависимость объясняется непосредственным использованием (ассимиляцией) скелетогенной мезенхимы четвертого пальца на построение закладок перьев.

Во всех этих случаях имеется явная взаимозависимость между определенными формообразовательными процессами, при которой изменение одной части с необходимостью влечет за собой определенное изменение другой части развивающегося организма.

Э р г о н т и ч е с к и е   к о р р е л я ц и и. Эргонтическими (от греческого ἔργον — работа), или функциональными в узком смысле слова,

корреляциями (строго говоря, все корреляции функциональны) мы называем соотношения между двумя разными частями и органами, обусловленные типичными функциональными зависимостями между ними. При изменении одного члена корреляционной пары его функция изменяется, и это изменение сказывается на функции другой части, а через это и на ее строении. Говоря о формообразовательных процессах в индивидуальном развитии организма, мы имеем, следовательно, в виду не просто зависимости в функциях (т. е. физиологические корреляции), а побочный, формообразовательный эффект этих зависимостей.

И первые две формы корреляций (геномные и морфогенетические) являются функциональными, так как определяются зависимостями эмбриональных функций, изучаемых физиологией наследственности (геномные корреляции) и механикой развития (морфогенетические корреляции). Однако мы выделяем тип эргонтических корреляций как ясно очерченную группу зависимостей, определяемых типичными, т. е. дефинитивными, функциями уже сформированного, растущего или взрослого организма. Это не исключает, конечно, возможности существования окончательной и типичной для органа функции уже на ранних стадиях эмбриональной жизни (сердце, например, и почки выполняют свои характерные функции уже на весьма ранних стадиях развития зародыша).

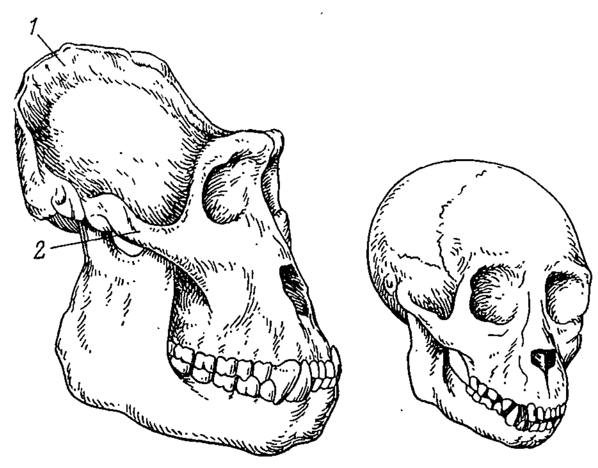


Рис. 132. Черепа старой (*слева*) и молодой (*справа*) гориллы.

1 — сагиттальный гребень; *2* — скуловая дуга. Сильное развитие гребней черепа у взрослых самцов связано с мощным развитием челюстной мускулатуры.

Примером эргонтических корреляций может служить положительная зависимость между развитием нервных центров, нервов и развитием периферических органов. При экспериментальном удалении органов чувств или конечностей соответствующие нервы и нервные центры недоразвиваются. При пересадке органов чувств или при индукции лишней конечности наблюдается увеличение соответствующих нервов, ганглиев и нервных центров. Подобные же эргонтические корреляции имеются между развитием мышцы, нервов и кровеносных сосудов, снабжающих мышцу, а также между развитием мышцы и формированием скелетных частей, к которым эта мышца прикрепляется.

Усиление мышцы ведет не только к усилению соответственной части скелета, но нередко и к изменению ее формы, к развитию особых отростков и гребней, к которым мышца прикрепляется (рис. 132), а также к изменению ее внутренней структуры. При ранней парализации жевательных мышц путем удаления соответствующих нервов у молодого, еще растущего животного недоразвиваются части черепа, и особенно отростки челюстей, скуловые дуги и гребни на черепной коробке, служащие для прикрепления этих мышц.

Наблюдаются эргонтические корреляции и между внутренними органами. Особенно пластичны кровеносные сосуды, развитие которых всегда обнаруживает явную положительную корреляцию с развитием снабжаемых ими органов. Этого рода корреляции без труда устанавливаются не только в молодом, еще растущем организме, но и во вполне зрелом.

К группе эргонтических корреляций мы отнесем также зависимое друг от друга развитие эндокринных желез и зависимость развития других органов от эндокринных факторов. Так, например, образование некоторых вторичных половых признаков у позвоночных животных связано с внутренней секрецией половых желез, а вследствие этого наблюдается и корреляция между развитием различных половых признаков.

Значение корреляций в индивидуальном развитии

Различные формы корреляций имеют неодинаковое значение на разных этапах индивидуального развития, а также различное значение в процессе эволюции. Для нас важно отметить их роль в нормальном онтогенезе. Геномные корреляции несомненно являются основой, на которой в процессе эволюции развиваются другие формы взаимозависимостей, и в особенности система морфогенетических корреляций.

Морфогенетическими корреляциями определяется место и протяженность закладки органов, а также иногда и их дальнейшее развитие и рост; через это устанавливаются определенные топографические соотношения между развивающимися органами. Так как морфогенетические процессы сами приводят к новым соотношениям, новым связям, то они вместе с тем вносят такие изменения в процессы развития, которые ведут к возникновению новых морфогенетических процессов. Таким образом, развертывается целая цепь взаимно обусловленных процессов формообразования.

Морфогенетические корреляции являются, следовательно, основными факторами эмбрионального формообразования, определяющими развитие исторически сложившихся соотношений между органами, именно тех соотношений, которые характеризуют данный тип (в широком смысле) организации. Благодаря этим корреляциям из яйца возникает не случайный комплекс органов и частей, а планомерно построенный организм.

Эргонтические корреляции диктуются взаимозависимостью функций уже сформированных органов. Эти функции во многом определяют течение процессов дифференцирования. Функциональная зависимость сопровождается здесь зависимым развитием структуры данных частей и органов и, следовательно, играет в сформированном организме роль, до известной степени сходную с морфогенетическими зависимостями более ранних («дофункциональных») стадий развития. Нередко эргонтические зависимости становятся на место морфогенетических непосредственно после сформирования данных частей. И во всяком случае через функциональные зависимости частей дифференцированного организма последний реагирует и в дальнейших своих, более тонких дифференцировках как одно согласованное целое.

Иногда развитие достигает общего завершения еще до установления функциональных зависимостей, в других случаях функция играет руководящую роль уже на ранних стадиях формирования отдельных органов (особенно при личиночном типе развития). Чем более велико значение эргонтических корреляций в развитии данного организма, тем выше его индивидуальная приспособляемость как целого к меняющейся обстановке.

Здесь нужно особо подчеркнуть, что система корреляций играет роль основных факторов нормального формообразования. Это не случайный комплекс факторов, лишь меняющих развитие при некотором вмешательстве, а существенная часть самого аппарата нормального развития, определяющая течение формообразовательных процессов.

3. РАЗВИТИЕ СИСТЕМЫ КОРРЕЛЯЦИЙ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Историческая дифференцировка корреляционных систем идет несомненно по пути расчленения общих систем на более частные. Если система первичного «организатора» в онтогенезе расчленяется на частные, вторичные, индукционные системы, то это, по крайней мере в известной степени, отражает и исторический ход подобного расчленения.

Кроме такого прогрессивного расчленения индукционных систем на вторичные, третичные и т. д., в течение процесса эволюции изменяется и характер взаимозависимостей между отдельными органогенезами. Изменяются средства связи, и изменяются формы реагирования. Каковы же источники этих изменений?

Мы уже многократно отмечали, что все новое строится в процессе эволюции за счет наследственной изменчивости (т. е. мутаций). Каждая мутация означает изменение нормы реакций организма и выражается поэтому прежде всего в нарушении нормального течения морфогенетических процессов. Следовательно, *каждая мутация означает изменение в системе геномных или морфогенетических корреляций.*

Каждая мутация захватывает известную область процессов индивидуального развития, а не изолированный процесс развития отдельного признака. Множественность выражения, т. е. плейотропия, является в большей или меньшей степени обязательной характеристикой каждой мутации.

Повторное возникновение и распространение самых разнообразных мутаций может привести к их случайному суммированию. Так как все они нарушают нормальное соотношение и функциональную взаимозависимость частей в организме, то бесконтрольное накопление мутаций ведет к дезинтеграции. Такая дезинтеграция ясно наблюдается в истории наших домашних животных и культивируемых растений, во всех тех признаках организации, которые в условиях культуры оказались вышедшими из-под контроля естественного отбора и вместе с тем не получили положительной оценки человека и не подверглись действию искусственного отбора. Ярким примером этого является нарушение закономерного распределения пигментации шерстного покрова домашних млекопитающих. Процесс дезинтеграции не ограничивается, однако, внешними признаками, а захватывает и внутреннюю организацию, и многие жизненные функции. В результате большинство домашних животных и культивируемых растений потеряло способность к существованию в своей прежней, естественной обстановке и может жить и размножаться только при условии ухода со стороны человека.

Простое накопление мутаций может привести только к разрушению организации. Явления суммирования мутаций не являются эволюционным процессом. Мутации поставляют лишь сырой материал, который используется в процессе эволюции. Все случайные изменения не просто суммируются, а комбинируются и направляются в определенное русло вполне закономерных преобразований, диктуемых условиями борьбы за существование в данной обстановке. Это реализуется только через посредство естественного отбора наиболее приспособленных особей.

В процессе комбинирования мутаций создаются (вместе с модификационными изменениями) индивидуальные различия, характеризуемые: 1) особенностями реагирования на разных стадиях, 2) изменениями в системе корреляций и 3) особенностями в строении организма и его функциях.

В процессе естественного отбора особей, наиболее устойчивых при

данных условиях среды, создаются, следовательно, наиболее выгодные формы реагирования, перестраивается система корреляций и создаются новые формы организации, обладающие нередко различным выражением в разных условиях внешней среды, т. е. способные к адаптивным модификациям. Таким образом, *перестройка системы геномных и морфогенетических корреляций есть обязательное выражение процесса эволюции органических форм.*

Проследим пути этой перестройки. Элементарные изменения, характеризующие отдельные мутации, представляют собой сдвиги и нарушения нормальных связей, ведущие к нарушению строения организма и его соотношений со средой. На этой основе лишь в процессе комбинирования многих малых мутаций и естественного отбора наиболее удачных комбинаций создаются более гармоничные системы связей, приводящие к благоприятному изменению организации соответственно меняющимся условиям среды.

В явлениях плейотропии мутаций, образующих сырой материал для построения корреляционных зависимостей, можно обнаружить две разные формы их выражения: *множественное и многостепенное выражение мутаций.* В первом случае изменение сказывается в различных, непосредственно между собой как будто не связанных частях организма. Эти соотношения определяются зависимостью течения некоторых внутриклеточных процессов от положения и дифференцировки этих частей. Такие элементарные геномные корреляции характерны особенно для организмов с «мозаичным» развитием.

Во втором случае — многостепенного выражения мутаций — мы имеем более интересные зависимости, приобретающие большое значение в процессе эволюции высших животных. Примером плейотропии такого рода может служить мохноногость некоторых домашних кур. Первое видимое выражение этого признака состоит в концентрации мезенхимы под кожей задней поверхности конечности. Это ведет затем к нарушению правильного расположения чешуй на цевке и к закладке ряда перьев. Мезенхима, идущая на построение этих закладок, имеет скелетогенное происхождение: она заимствуется из закладки четвертого пальца. В связи с этим недоразвиваются фаланги четвертого пальца (брахидактилия), палец изгибается на тыльную сторону, и на нем недоразвивается коготь. Об этих изменениях можно говорить, как о вторичных и третичных выражениях мутации мохноногости. При развитии хохла у некоторых кур обнаруживается еще более сложная цепь зависимостей.

Поскольку в случае многостепенного выражения изменения одного гена имеются явные зависимости в изменении известной цепи морфогенетических процессов, в этом случае можно с полным правом говорить об элементарных морфогенетических корреляциях.

Отдельные мутации не бывают, однако, полноценным приобретением. Если в известной обстановке сама мохноногость может приобрести (и действительно получает у некоторых птиц) положительное значение, то связанная с нею брахидактилия — неблагоприятное изменение, которое должно быть подавлено. В самом деле, наследственная изменчивость этого признака у кур очень велика, и подбором малых мутаций, меняющих его выражение, брахидактилия может быть устранена (и действительно устранена, например, у фаверолей). Устранение вторичных выражений мутации означает как раз процесс перестройки морфогенетических зависимостей. В процессе эволюции все неблагоприятные выражения плейотропии подавляются, а все положительные выражения зависимостей, наоборот, сохраняются.

Таким образом, в процессе комбинирования и естественного отбора наиболее благоприятных комбинаций создаются за счет явлений многостепенной плейотропии новые морфогенетические корреляции. Под действием стабилизирующего отбора, т. е. в результате элиминации случайных уклонений от нормы, система наиболее важных корреляций получает также все более выраженный регуляторный характер. В этом случае механизм индивидуального развития оказывается наиболее защищенным от различных его нарушений.

В процессе эволюции происходит и изменение средств связи. Гормональные факторы развития могут в течение эволюции заменяться иными наследственными факторами. Так, например, «зависимые» половые признаки могут стать «независимыми». Так же меняется и значение индукционных воздействий: и здесь зависимое дифференцирование может в процессе эволюции изменить свой характер и даже перейти в «самодифференцирование». Самый факт филогенетической замены одного индуктора другим возможен только потому, что отдельный органогенез оказывается во многих случаях детерминированным не одним индуктором, а двумя или более. Очевидно, такие соотношения объясняются историческим развитием корреляционных систем, по всей вероятности, переходом от сложной обусловленности известного процесса к более простой. Если наследственные механизмы развития строятся всегда на базе существующих (т. е. исторически сложившихся) соотношений между отдельными процессами, то все это становится довольно понятным.

Историческая смена формообразовательных влияний и выдифференцировка специфического индуктора из нормального окружения развивающегося зачатка определяются, очевидно, стабилизирующим естественным отбором, т. е. элиминацией всех уклонений от нормы (как результатов не вполне нормальной реакции). Таким образом, в процессе эволюции происходит установление наиболее надежных механизмов развития, обеспечивающих и установление нормальных соотношений частей в организме. Наиболее ответственная роль, естественно, выпадает на долю ближайших тканей, и особенно на долю частей, обладающих более высоким уровнем специализации и бо́льшей физиологической активностью. Так мог произойти переход от множественной обусловленности к простой детерминации одним соседним зачатком, который тогда выполняет роль основного индуктора.

Наличие взаимозависимостей регуляторного характера дает организму многие преимущества в индивидуальной жизни. Организм приобретает бо́льшую устойчивость. Он с легкостью компенсирует различные нарушения, возникающие в тех или иных органах как под влиянием случайных факторов внешней среды, так и под влиянием небольших изменений во внутренних факторах развития (при мутациях). Однако еще большее значение приобретает наличие системы регуляторных корреляций в процессе эволюции.

Благодаря существованию этих корреляций неблагоприятные выражения отдельных мутаций могут сразу, еще в процессе развития особи, компенсироваться другими изменениями или могут быть полностью подавлены. Так, например, удвоение первого пальца ноги у некоторых пород кур сопровождается и удвоением первого пальца крыла. Однако в процессе индивидуального развития происходит регуляция к норме — зачаток лишнего пальца крыла недоразвивается и полностью исчезает. Так же могут сразу устраняться и различные другие неблагоприятные выражения мутаций.

Однако еще важнее то обстоятельство, что благоприятное выражение мутации не остается изолированным изменением какой-либо части, органа или признака, оно сразу же дополняется соответствующими изменениями

других частей, так что согласованность в строении и функциях организма существенно не нарушается.

Представим себе наследственное увеличение массы мышцы, имеющей важное значение в жизни организма. Если бы это увеличение не сопровождалось усилением иннервации и кровообращения, то оно было бы довольно бесполезным приобретением. Однако экспериментальные данные показывают, что увеличение области иннервации ведет и к увеличению объема нерва и нервного центра, усиление работы мышцы приводит и к усилению ее кровоснабжения, и к укреплению соответственных частей скелета. Таким образом, одно положительное изменение сразу дополняется рядом других изменений, которые включаются в организацию как новые, вполне гармоничные изменения всего организма в целом.

Существование регуляторных взаимозависимостей, выработанных в длительном процессе эволюции организма, способствует непосредственному сочетанию одного благоприятного наследственного изменения с целой цепью согласованных изменений других признаков организации. Это ведет поэтому не к замедлению процесса эволюции, как в случае элементарной плейотропии, а к значительному его ускорению.

Такие изменения, возникающие в процессе индивидуального развития, принято называть ненаследственными. Это не совсем правильно. Если причина нового изменения лежит в изменении половой клетки (наследственного вещества), то такое изменение нужно считать наследственным. Поэтому и все изменения, коррелятивно связанные с наследственным изменением, являются также наследственными.

Взаимное приспособление органов (проблема коадаптации)

В отношении высших животных мы можем безусловно принять факт существования исторически развившейся системы взаимозависимостей зачатков и органов. Мы должны допустить, что весьма большую роль при эволюционных изменениях высших организмов играет непосредственное взаимное приспособление органов. Многие виды этого взаимного приспособления ясны до очевидности. Так, например, совершенно очевидно взаимное приспособление внешней формы различных внутренних органов. Печень, например, настолько пластична, настолько зависима в своем формообразовании от пространственных условий, создаваемых соседними органами, что некоторые анатомы находили возможным доказывать, что печень вообще не имеет собственной формы. Однако не только паренхиматозные органы оказываются в высшей степени пластичными. Это касается и таких твердых частей, как кости. В суставах между двумя подвижно связанными костями происходит весьма далеко идущее взаимное приспособление касающихся поверхностей. Как это видно по результатам оперативного вмешательства, возможно даже развитие новых суставов в новых местах подвижного соединения разных костей.

Хотя форма и структура внутренних органов, конечно, развиваются на известной наследственной базе, они оказываются индивидуально весьма изменяемыми в зависимости от условий развития этих органов. Пространственные соотношения и функциональные взаимозависимости выступают в роли важных регуляторов формообразования. При всех филогенетических преобразованиях, когда в процессе эволюции изменяются форма, структура и функция какого-либо органа, то изменяются как пространственные, так и функциональные соотношения его с другими органами, а это в свою очередь определяет изменения этих последних. Так, например, при удлинении тела у змей и змеевидных ящериц происходит изме-

пение формы целого ряда внутренних органов, происходит взаимное смещение парных органов и нередко наблюдается асимметричное их развитие.

При значительной роли пространственных и функциональных соотношений во внутренних органах нет основания думать, что все такие изменения определяются непосредственно наследственными факторами. Достаточно допустить наследственное изменение одного органа, чтобы понять, что и все органы, в своем развитии или в своих функциях связанные с данным органом, должны соответственным образом измениться. Такие коррелятивные изменения имеют, конечно, свою наследственную основу — они определяются специфическими нормами реакций. Однако в своей конкретной реализации они очень ясно зависимы от некоторых первичных изменений в каких-либо морфогенетических процессах.

Спенсер усматривал во взаимной приспособленности органов затруднения для теории естественного отбора, так как вера в возможность случайного совпадения подходящих наследственных изменений во многих отдельных органах равносильна вере в возможность чуда. Однако мы видим, что такие изменения не должны быть обязательно ни одновременными, ни наследственными. Взаимное приспособление органов достигается не подбором независимых изменений отдельных органов, а путем непосредственного приспособления изменяемых органов в течение индивидуального развития организма. Изменения оказываются сразу же согласованными благодаря существованию коррелятивной зависимости между этими органами. Это предполагает, конечно, существование у данного организма известной, исторически сложившейся, т. е. наследственной, корреляционной системы и наследственных же форм реагирования. Однако данная структура, данные соотношения сложились на этой основе заново и представляют собой новоприобретение организма, связанное с данным изменением внешней среды.

Таким образом, в эволюции становятся возможными координированные изменения различных органов, и притом даже весьма быстрые. Взаимное приспособление органов (их коадаптация) совершается быстро и легко путем непосредственного их взаимного приспособления в процессе индивидуального формирования организма. Пусть эти корррелятивные изменения «сами по себе» считаются ненаследственными. Они не только по форме, но и по сути ничем не отличаются от наследственных изменений. Все они оказываются вполне наследственными в тех случаях, когда хотя бы один из членов корреляционной цепи испытал наследственное изменение (как первое выражение известной мутации). Как мы уже указывали, понятия наследственных и ненаследственных изменений полностью применимы лишь к организму в целом, а не к отдельным его частям, органам или признакам. Проблема коадаптации органов, которая была одним из основных козырей ламаркизма, получает, таким образом, дарвинистское (но не неодарвинистское) разрешение.

В процессе постепенной дифференциации организма и его частей возникают новые органы и новые соотношения. При этом система корреляционных механизмов обусловливает изменение всех органов и всего организма в целом. Чем сложнее существующие корреляционные механизмы, чем ярче выражен их регуляторный характер, тем легче и быстрее происходит согласование изменений всего организма с наследственными изменениями в отдельных органах.

Благодаря существованию такой системы корреляций согласование отдельных изменений происходит сразу же в процессе развития отдельной особи. Пластичность организмов повышается во много раз, и во много раз ускоряется темп эволюции.



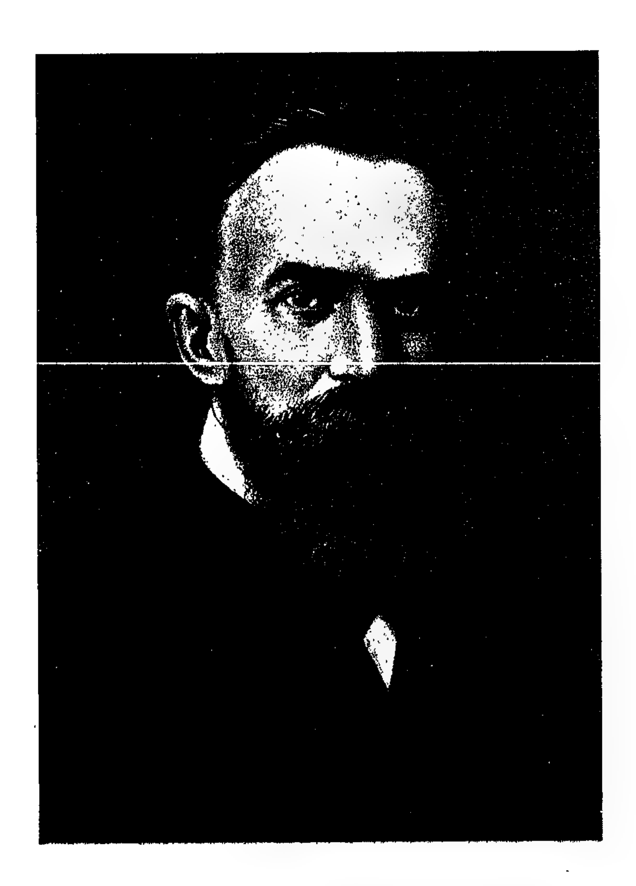
Т. Гексли (1825—1895).



Э. Геккель (1834—1919).



К. Бэр
(1792—1876)



В. О. Ковалевский
(1842—1883).

4. ИНТЕГРИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

Переживание организмов в их борьбе за существование определяется не только частными приспособлениями к факторам внешней среды, но и максимальной слаженностью всей организации, позволяющей использовать эти приспособления с наибольшей эффективностью. Взаимные приспособления органов, согласованность их функций играют большую роль в повышении жизнеспособности организмов в любых условиях существования. И в борьбе с неблагоприятными влияниями физических факторов (климата), и в прямой борьбе с хищниками (пассивное соревнование) решающую роль играют нередко не частные средства защиты, а высокая активность организма, его выносливость, сила и ловкость. Эта общая активность организма покоится в основном именно на согласованности организации, на здоровой физиологической конституции. В косвенной борьбе с конкурентами (активное соревнование) за жизненные средства верх одерживают также более выносливые особи, обнаруживающие бо́льшую активность в добывании пищи и обладающие более экономичным обменом. Таким образом, и здесь решающую роль (кроме частных приспособлений) играет общая устойчивость, т. е. максимальная согласованность всех функций организма.

Следовательно, взаимная приспособленность органов создается в результате различных форм борьбы за существование путем прямого естественного отбора наиболее активных и устойчивых особей.

Основным интегрирующим фактором в эволюции организмов является именно естественный отбор во всех его формах. Однако специфическое интегрирующее значение имеет стабилизирующая форма естественного отбора.

Элементарная интеграция начинается с преобразования выражений мутаций при их постоянном перекомбинировании и завершается включением преобразованных мутаций в состав нормы (гл. II, 3). Естественный отбор наиболее в данных условиях благоприятных комбинаций, означающих вместе с тем наиболее благоприятные формы реагирования на факторы внешней среды, ведет также к известной устойчивости организации. Эта устойчивость поддерживается согласованностью функций и системой авторегуляции физиологических процессов. Основные жизненные функции организма оказываются при этом защищенными от многих вредных воздействий внешних факторов.

При всей своей сложной дифференцировке организм реагирует как целое, и эта интегрированность возрастает по мере усложнения организации как в филогенезе, так и в онтогенезе. Именно стабилизирующая форма естественного отбора ведет к авторегуляции и автономизации индивидуального развития, к созданию корреляционных систем и вместе с тем к установлению устойчивых и целостных форм организации. Такие формы характеризуются высоким уровнем взаимной приспособленности их частей, органов и функций.

Взаимная приспособленность органов регулируется, однако, и в индивидуальной жизни благодаря существованию системы коррелятивных зависимостей между развивающимися органами. Эта система корреляций создается в результате естественного отбора на основе элементарных взаимозависимостей, проявляющихся уже в отдельных мутациях в виде известных явлений плейотропии. В процессах комбинирования и естественного отбора наиболее устойчивых особей (т. е. элиминации вредных уклонений) все вредные проявления плейотропии устраняются. Это означает уже некоторую перестройку системы корреляций. В тех случаях, когда новая комбинация имеет благоприятные выражения, когда она увеличивает устойчивость особи, такая связь может послужить основой

для включения новой корреляции в общую систему аппарата индивидуального развития. Это усложнение системы взаимозависимостей может идти только под влиянием естественного отбора наиболее благоприятных форм взаимодействия частей развивающегося организма, ведущих к образованию наиболее устойчивого, т. е. жизнеспособного, целого.

В процессе эволюции происходит непрерывная перестройка системы корреляций. Если бы в процессе эволюции система корреляций не изменялась, то не было бы и преобразования соотношений, а следовательно, и изменения организации. Не было бы и самой эволюции.

В процессе эволюции меняются не только выражения, но и характер корреляционных взаимозависимостей — они приобретают постепенно значение регуляторных механизмов. Корреляции регуляторного характера становятся тогда важным фактором дальнейшей прогрессивной эволюции. В этом случае неблагоприятные изменения одних частей либо полностью уничтожаются (полная регуляция к норме), либо компенсируются соответственными изменениями других частей. Это касается как результатов внешних влияний, так и изменений, связанных с мутациями. Вследствие этого устойчивость организации значительно возрастает.

Процесс установления корреляций регуляторного характера идет в значительной мере под руководством стабилизирующего отбора, т. е. осуществляется в результате элиминации всех неблагоприятных уклонений от нормы.

Эволюция сопровождается постоянным процессом взаимного приспособления органов. Взаимное приспособление устанавливается первоначально на основе коррелятивных связей (главных образом эргонтических) на поздних стадиях развития, но с течением времени включается более прочно в механизм индивидуального развития (через морфогенетические зависимости). Происходит глубокая стабилизация соотношений, развивающихся с несколько большей степенью автономности.

Если под влиянием интенсификации мышцы усиливается ее кровоснабжение и увеличивается, скажем, выступ кости, к которому прикрепляется мышца, то усиление кровоснабжения и увеличение этого выступа могут быть обусловлены не только непосредственными связями, но и наследственными факторами (через морфогенетические корреляции взамен эргонтических), так как эти признаки имеют, конечно, и более глубокую наследственную базу своего развития (см. гл. II, 3). Возможен, следовательно, естественный отбор мутаций, выражающихся в более раннем развитии увеличенной сети кровеносных сосудов и в более значительном развитии кости, еще раньше, чем начнется интенсифицированная функция мышцы. Такой отбор будет происходить в том случае, если эти мутации имеют положительное значение, т. е. если раннее увеличение мощности скелета повышает жизнеспособность организма. Это как раз и будет так, если данная часть несет повышенную нагрузку; а ведь модификация и была обусловлена повышенной нагрузкой. Следовательно, здесь естественный отбор имеет стабилизирующее значение и идет автоматически по пути, определяемому существующей модификацией. В связи с этим интересно отметить, с одной стороны, наличие постоянной перестройки внутренней структуры костей соответственно данным условиям нагрузки у взрослых животных и, с другой стороны, факты развития типичной «функциональной» структуры костей млекопитающих еще в эмбриональном периоде, задолго до начала их функционирования как органов опоры.

Руководящим фактором при взаимном приспособлении органов и развитии функциональных структур является, очевидно, стабилизирующий отбор, действующий на основе элиминации всех неблагоприятных уклонений от нормы. Происходит естественный отбор корреляционной системы

(аппарата индивидуального развития), действующей с наибольшей надежностью (т. е. дающей наименьшее число ошибочных реакций).

Существенным процессом является, таким образом, непосредственное взаимное приспособление органов. Однако действительно наследственное усложнение этой системы, объединяющей все новые дифференцировки в одно целое, происходит исключительно путем естественного отбора организмов, наиболее устойчивых при данных, всегда несколько колеблющихся, условиях внешней среды. Максимум устойчивости определяется не только отношением эктосоматических органов к внешней среде, но и известными взаимоотношениями, т. е. как пространственными, так и функциональными связями всех органов и частей, в самом организме, производящими впечатление известной внутренней «гармонии».

В заключение важно отметить, что основным интегрирующим фактором в эволюции является естественный отбор более стойких организмов и что направление этого отбора определяется у высших животных обычно уже существующими модификационными изменениями характера адаптации организма к внешней среде и характера коадаптации органов и частей внутри организма.

Аккумуляция корреляций общего значения

Не все корреляционные соотношения имеют одинаковое значение. Некоторые из них имеют более частный характер, обусловливая, например, образование определенного числа позвонков и их распределение по отделам тела в зависимости от длины и расчленения последнего. Другие являются более общими, как, например, зависимость между числом, величиной и формой клеток нервного центра и развитием периферических органов, например мышц, снабжаемых отростками этих нервных клеток. Корреляции более общего характера приобретаются, очевидно, на основе наиболее общих дифференцировок (в данном случае — нервно-мышечного аппарата) тем же путем, что и более частные. Однако частные корреляционные механизмы имеют более ограниченное значение и в пространстве, и во времени. Они нередко исчезают вместе с изменением породивших их структур и функциональных связей. С другой стороны, существуют морфогенетические и эргонтические корреляции гораздо более общего характера, которые сохраняют свое значение при самых крупных преобразованиях организма.

Таково, например, значение первичного «организатора» у позвоночных, т. е. формообразовательного взаимодействия материала крыши первичной кишки (хордомезодермы) с материалом наружного листка (эктодермы) в области будущей нервной пластинки. Это взаимодействие легло в основу всей организации позвоночных. Хотя и нельзя утверждать, что эта система не может быть изменена, она все же практически сохраняет свое значение у всех позвоночных.

Еще более устойчива взаимозависимость между мышцей и нервным центром. Такой корреляционный механизм оказывается целесообразным при всех перестройках организма. Он поэтому не теряется, хотя и может дифференцироваться соответственно расчленению и приобретению различного значения отдельными мышцами и отдельными двигательными центрами нервной системы.

В процессе эволюции, связанной с перестройкой структуры и функциональных взаимоотношений частей целого организма, одни корреляции теряют свое значение и исчезают, другие возникают вновь (путем дифференцировки из остающихся либо на основе совершенно новых соотношений). При этом происходит, быть может очень редко, возникновение новых корреляционных механизмов широкого значения. Они уже не теряются,

а сохраняются организмом надолго и используются как основа для дальнейшей прогрессивной эволюции.

Такие корреляционные механизмы облегчают и ускоряют процесс приспособления организма как целого к меняющейся внешней среде и обеспечивают возможность быстрой и согласованной перестройки его внутренней структуры. В процессе эволюции происходит очень медленная, но постоянная аккумуляция корреляционных механизмов общего значения. По мере этой аккумуляции темп эволюции все более возрастает, как это и видно на примере позвоночных животных и особенно млекопитающих, у которых произошло весьма значительное накопление широких корреляционных механизмов.

В системе корреляций мы имеем эпигенетический аппарат индивидуального развития, покоящийся на специфических способностях развивающегося организма, его тканей и зачатков органов к определенным реакциям (т. е. на определенной наследственной норме реакций). Этот аппарат развивается главным образом в результате постоянного действия стабилизирующего отбора и приводит к максимальной устойчивости организма в условиях изменчивой среды. Эта устойчивость не есть неизменность. Наоборот, устойчивость сочетается здесь с максимальной пластичностью, т. е. индивидуальной приспособляемостью структур. Аппарат индивидуального развития достигает, однако, значительной автономности. Он максимально защищен от возможных нарушений под влиянием случайных факторов внешней среды и даже от нарушений под влиянием многих наследственных изменений (мутаций.)

Стойкость организации определяется в этом случае не прочностью генотипа, а эпигенетической надстройкой в виде сложной системы корреляций регуляторного характера. Стабилизация конкретных форм означает установление известного этапа эволюции, дающего прочную основу для дальнейших прогрессивных изменений организма.

5. КООРДИНАЦИЯ ИЗМЕНЕНИЙ ЧАСТЕЙ ОРГАНИЗМА В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Если организм представляет собой согласованное целое, то и в изменениях своего строения в процессе эволюции он должен сохранять значение согласованного целого. Это предполагает координированное изменение частей и органов.

Перестраивается вся организация, и соответственно изменяется и система корреляций, определяющих развитие этой организации в онтогенезе. Если бы в процессе эволюции какой-либо формы животных корреляции, связывающие все части и органы в одно целое, могли оставаться неизменными, то и соотношения между коррелятивно связанными органами оставались бы в общем одними и теми же. Так как в действительности соотношения между органами в процессе эволюции непрерывно меняются, то это указывает на то, что изменяются и те корреляции, которые ответственны за развитие этих соотношений.

Если мы устанавливаем закономерное изменение соотношений между двумя или бо́льшим числом органов, то можно предполагать существование известной взаимозависимости (координации) в их эволюции. Это предположение можно считать доказанным, если между этими органами имеется коррелятивная связь, которая определенным образом изменяется, или если эти органы по своей функции связаны с известными особенностями окружающей среды. Координированные изменения органов могут иметь, следовательно, различную основу. Мы различаем координации: топографические (организационные), динамические (функциональные) и биологические (экологические).

Топографические координации означают сопряженное изменение граничащих друг с другом органов, которые, сохраняя топографическую связь, меняют свои соотношения. Топографические координации строятся на наследственных изменениях частей, связанных морфогенетическими корреляциями, путем естественного отбора организмов с соответствующими в них уклонениями (мутациями). В общем, эти изменения имеют характер взаимного приспособления органов (коадаптации).

Топографические координации выражаются в закономерных изменениях пространственных соотношений между органами, не связанными непосредственной функциональной зависимостью. Примерами топографических координаций могут служить зависимости в изменениях положения, величины и формы черепной коробки и изменениях положения, величины и формы головного мозга или такие же соотношения в преобразованиях перепончатого и костного лабиринта уха. Здесь у всех позвоночных имеется общее соответствие положения и известная координация величины этих органов. У высших позвоночных эти соотношения становятся более тесными, и у птиц и млекопитающих вырабатывается очень точное соответствие формы и величины тех органов, которые подлежат строго согласованным филогенетическим изменениям. Топографической координацией с очень выразительными качественными преобразованиями является, например, соотношение между относительной величиной глаз и формой черепа. Увеличение размеров глаз связано с увеличением глазниц, с прогрессивным сжатием глазничной области, с соответственным сближением закладок хрящевого основания черепа и развитием межглазничной перегородки (преобразование черепа с широким основанием в череп с узким основанием; рис. 133). Обратная топографическая зависимость наблюдается между граничащими друг с другом покровными костями крыши черепа, которые нередко разрастаются в процессе эволюции и вытесняют соседние кости.

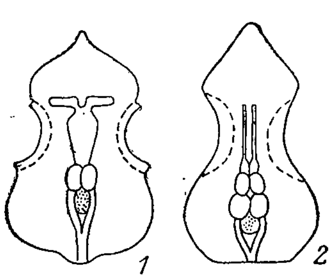


Рис. 133. Соотношение частей черепа, положение глазниц и головного мозга в платибазальном (*1*) и тропибазальном (*2*) черепе.

Пример комплекса топографических координаций.

Топографические координации основываются главным образом на видоизменениях (в процессе эволюции) морфогенетических корреляций. Последние отличаются известной устойчивостью. Поэтому топографические координации выражают изменение соотношений частей организма в пределах возможных изменений морфогенетических корреляций, т. е. на основе некоторой общей, относительно мало изменяемой канвы, которую мы обозначаем как общий план строения данной группы животных. В процессе эволюции топографические координации выражают, следовательно, согласованное в общем изменение частей сложного организма, ограниченное пределами типичной его расчлененности.

Динамические координации означают изменения в морфологических и функциональных соотношениях между органами, связанными эргонтическими корреляциями. Эти координации определяются наследственным изменением эргонтических корреляций, регулирующих соотношения этих органов в индивидуальном развитии. И эти изменения имеют в общем характер взаимного приспособления органов (коадаптации).

Динамические или функциональные координации выражаются в зависимых изменениях формы, величины, строения и соотношений двух

или более функционально связанных частей или органов (в их эволюции). Примерами динамических координаций могут служить зависимости между степенью развития органов чувств (обоняния, зрения, боковой линии и т. д.) и степенью развития соответствующих центров и областей головного мозга. К этой же категории простых динамических взаимозависимостей относится координация между степенью развития крыла у птиц, развитием грудной мышцы, ее кровоснабжением и иннервацией (также и развитием шейного расширения спинного мозга) и высотой киля грудины. Такого же рода координация имеется между формой нижней челюсти, относительным развитием различных жевательных мышц (и костей черепа с гребнями, к которым они прикрепляются) и формой суставной головки (а также и формой суставной ямки височной кости) у млекопитающих. Весь этот координационный комплекс биологически связан с характером пищи и способом ее добывания. Например, у хищных млекопитающих, у которых челюсти производят очень простые движения, действуя подобно ножницам, слабо развиты крыловидные мышцы и соответственно слабо развиты или даже отсутствуют крыловидные ямки черепа. Зато у них сильно развиты жевательные мышцы и широкие скуловые дуги черепа, к которым эти мышцы прикрепляются. Особенно мощны, однако, височные мышцы, и в связи с этим имеется высокий венечный отросток нижней челюсти, а также сагиттальный (в примитивных длинных черепах) и затылочный (в специализированных коротких черепах) гребни черепа, к которым эти мышцы прикрепляются. Величина гребней возрастает вместе с усилением височной мышцы (а также и с увеличением размеров животного). Указанным относительным развитием мышц определяется и характер движения нижней челюсти (и наоборот), а соответственно с этими особенностями строения (и функции) мускулатуры и скелета точно координирована и форма суставных головок. Последние имеют у хищных вид правильных полуцилиндров, которые очень глубоко погружены в суставные ямки височной кости и допускают только простое поднятие и опускание челюстей. У копытных, наоборот, растительное питание обусловило максимальное развитие жевательных движений в горизонтальной плоскости. Сильное развитие крыловидных мышц определяется значением боковых движений челюсти, а положение суставной головки на высоких восходящих ветвях нижней челюсти обеспечивает продольное скольжение челюсти. Плоская форма суставной ямки способствует большей свободе горизонтальных движений нижней челюсти.

Примером координации между внутренними органами может служить зависимость между прогрессивным развитием грудной мышцы, сердца и легких у птиц.

Динамические координации выражают общую функциональную согласованность (коадаптацию) в наследственных изменениях отдельных частей и органов сложного организма, в его приспособлениях к изменяющимся условиям внешней среды (в процессе эволюции).

Биологические координации означают изменения в соотношениях между органами, не связанными непосредственными корреляциями в индивидуальном развитии животного. Они строятся, следовательно, на независимых изменениях органов, которые через процесс естественного отбора благоприятных комбинаций приобретают координированный характер. Отдельные изменения биологически координированных органов являются приспособлениями к известным сторонам внешней среды (т. е. адаптациями).

Биологические координации устанавливаются через функциональную деятельность координированных органов. Зависимость между ними всегда косвенная. Однако она определяется не третьим органом (с его функцией), а известными условиями внешней среды (род пищи, способ передвижения, водная или воздушная среда и т. п.), в которой обитает данный организм. Внешняя среда играет здесь роль посредствующего звена координационной цепи.

Эти координации чрезвычайно многочисленны и разнообразны. Так как они определяются непосредственно условиями данной среды, то с изменением последней многие такие связи сейчас же разрываются и взамен этого постепенно устанавливаются новые. Многие примеры корреляций Кювье относятся на самом деле к этой группе зависимостей. Таковы соотношения между формой и структурой зубов, с одной стороны, и формой челюстного сустава и развитием челюстной мускулатуры — с другой. Дифференцировка клыков и хищного зуба связана с прогрессивным развитием височной мышцы и образованием глубокого цилиндрического челюстного сустава не через посредство каких-либо функциональных связей внутри организма, а через род пищи и связанный с этим способ ее измельчения. Дифференцировка призматических складчатых или лунчатых зубов, редукция клыков и образование диастемы (промежутка) между передними и коренными зубами координированы с уплощением и расширением челюстного сустава (допускающим скольжение вперед, назад и особенно в стороны) и прогрессивным развитием крыловидной мышцы. Эта координация определяется также способом обработки характерной для копытных растительной пищи. Связь осуществляется, таким образом, только через внешний фактор — род пищи, поставляемой внешней средой. Очень простая биологическая координация наблюдается между длиной передних и задних конечностей (для животных, передвигающихся на четырех ногах). Подобная же простая координация имеется между длиной передних конечностей и длиной шеи у копытных. Эта связь определяется способом добывания пищи (на уровне почвы).

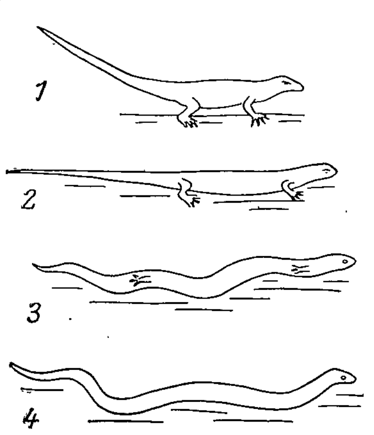


Рис. 134. Редукция конечностей у рептилий. (По А. Н. Северцову).

Схематические изображения: 1 — *Agama*, бегающая на четырех лапках; 2 — *Ablepharus*, ползающий при участии конечностей; 3 — *Seps*, тоже ползающая форма, но с рудиментарными конечностями; 4 — *Vipera*, передвигающаяся посредством извивов тела, конечности полностью редуцировались.

Зависимость между удлинением тела и редукцией конечностей (у змей, змееобразных ящериц и амфибий) мы также относим к биологическим координациям, ввиду того что эта зависимость определяется исключительно способом передвижения ползающего по земле животного (рис. 134). Она обусловлена только отношениями организма к внешней среде.

Биологической координацией является и зависимость между удельным весом, формой тела, формой хвоста и расположением плавников у рыб. Акулообразные рыбы не имеют плавательного пузыря. Они тяжелее воды и не могут без движения держаться на одном уровне. Соответственно у них уплощенное брюхо, горизонтально поставленные и далеко отстоящие друг от друга парные плавники и гетероцеркальный хвост. У рыб с плавательным пузырем эта координация нарушается. Зависимость между развитием крыла и гребня грудины птиц, с одной стороны, копчика — с другой, и воздушных мешков — с третьей, определяется способом передвижения животного в воздушной среде (летание) и также является биологической координацией.

Примером обратной координации может служить зависимость между редукцией волосяного покрова и развитием слоя подкожного жира у китообразных. Оба эти процесса определяются только водной средой.

При крайней специализации (приспособлении к узко ограниченным условиям среды) обнаруживаются многие особенно типичные и сложные взаимозависимости биологического характера. Примером может служить связь между хватательными лапами, цепким хвостом, подвижностью глаз и длинным выбрасываемым языком у хамелеонов как приспособлениями для ловли насекомых на тонких ветвях деревьев. Посредствующим звеном координационной цепи здесь является определенный род пищи в строго определенной обстановке.

Сходные условия среды вызывают нередко у разных животных сходные комплексы координированных изменений. Это приводит к выработке определенных «типов приспособлений», или «жизненных форм», характерных для определенных условий местообитания.

Биологические координации ограничивают возможности изменений организма биологически согласованными изменениями отдельных организмов, т. е. изменениями, допускаемыми данной средой. В этих координациях выражается необходимость приспособления организма как целого ко всем условиям внешней среды.

Биологические координации становятся фактором, тем более затрудняющим эволюцию, чем более ограниченной является среда и чем более, следовательно, ярко выражается специализация различных органов, приспособленных именно к этой среде.

Адаптация организма к ограниченной среде допускает главным образом только некоторые направления эволюции организма, именно только дальнейшую специализацию, т. е. приспособление к частным условиям в пределах еще более ограниченной среды. При специализации устанавливается слишком сложная и поэтому прочная связь организма со средой. Организм попадает в полную зависимость от данной среды, выход из которой для него все более затрудняется. Таким образом создаются тупики эволюции (см. гл. X, 2).

Организмы не специализированные, не связанные с узкими условиями существования, сохраняют гораздо большую пластичность. В процессе их эволюции непрерывно возникают новые биологические координации соответственно новым условиям среды и уничтожаются старые, потерявшие значение.

6. КООРДИНАЦИИ И КОРРЕЛЯЦИИ

В процессе эволюции происходит координированное изменение соотношений органов, так как в организме при всех изменениях его частей должно поддерживаться соответствие между пространственно и функционально связанными частями организма, а также соответствие отдельных изменений требованиям окружающей среды. И в индивидуальном развитии отдельные части организма изменяются в определенных друг к другу соотношениях, и это регулируется связывающими их корреляциями. На первый взгляд этот регулирующий механизм является как будто тем же самым, и раньше обычно не отличали координаций (особенно динамических, т. е. функциональных) от корреляций (особенно эргонтических — также функциональных). Однако факторы, лежащие в основе этих взаимозависимостей, глубоко различны. Корреляции означают морфофизиологические взаимозависимости в процессах индивидуального формообразования и познаются в сопряженных изменениях, которые, подобно модификациям, ограничиваются данной особью. Исторически они развиваются на базе явлений плейотропии (через естественный отбор наиболее устойчивой организации). Координации означают взаимозависимости в процессах филогенетических преобразований (в эволюции). Исторически они развиваются на базе наследственных изменений частей, связанных системой корреляций, т. е. с неизбежным изменением последних, или на основе наследственного изменения частей, непосредственно корреляциями не связанных (биологические координации).

Различия между корреляциями и координациями входят, следовательно, в общую сумму различий между закономерностями индивидуального развития (онтогенеза) и закономерностями исторического развития (филогенеза). Вторые неизмеримо сложнее и не могут быть сведены к первым даже тогда, когда между ними имеется на первый взгляд большое сходство. Так, например, филогенетическое увеличение размеров (вплоть до гигантизма), так часто встречающееся в отдельных специализированных ветвях животного царства и столь ясно прослеживаемое на палеонтологическом материале, никак не может рассматриваться как простой рост. Филогенетический «рост» покоится на иных основаниях, чем обычный индивидуальный рост, и строится на естественном отборе самых крупных особей, т. е. на систематическом нарушении норм индивидуального роста (следовательно, и на изменении корреляций, регулирующих предел этого роста).

Можно представить себе, что в процессе эволюции какой-либо формы некоторые ее корреляции сохраняются неизменными. В этом случае соотношения между коррелированными органами остаются теми же самыми. Никаких координаций тогда установить не удается, так как нет изменения соотношений, которое эти координации характеризует. При изучении конкретных филогенезов иногда действительно кажется, что организм изменяется в определенном направлении без особых изменений соотношений. Таков выше приведенный пример филогенетического «роста». Конечно, при этом пропорции не остаются неизменными, но они не остаются неизменными и при индивидуальном росте. При индивидуальном развитии высоко дифференцированные части, такие как мозг, глаза и т. п., сильно отстают в своем росте от других частей. И при филогенетическом увеличении размеров замечается такое отставание. Это указывает на тормозящее влияние корреляций. Быть может, именно консервативность последних и сыграла известную роль при вымирании некоторых гигантов (динозавров с исключительно малой величиной головы и мозга). Однако все же при филогенетическом увеличении размеров тела это отставание высоко дифференцированных частей выражено нормально гораздо слабее и изменения соотношений частей имеют более пропорциональный характер, чем при индивидуальном развитии, а это указывает как раз на изменение корреляционной системы. Координированная эволюция частей и органов предполагает существование закономерного, т. е. направленного, изменения имеющихся корреляций. Координации строятся на нарушениях существующих корреляций, и поэтому, конечно, нельзя их рассматривать как явления одной категории. Координации были выделены Плате под наименованием филетических корреляций. Термин «координации» предложен А. Н. Северцовым.

Необходимость координированного изменения частей и органов в сложном организме в точном соответствии с изменениями различных факторов среды является обстоятельством, ограничивающим свободу его изменений в процессе эволюции. Организм может изменяться только в целом, он не в состоянии отвечать изолированными реакциями, не теряя при этом своей приспособленности. Возможности его эволюции ограничены известными пределами, создаваемыми как условиями среды, так и самой организацией. Последняя определяется наследственной основой, включающей исторически сложившуюся систему корреляций. Система кор-

реляций уже ограничивает до известной степени как возможность свободного, так и возможность координированного изменения отдельных частей организма. Последняя же лимитируется не только системой трудно изменяемых корреляций, но и более или менее определенными и иногда весьма ограниченными условиями внешней среды. Наибольшие ограничения ставятся сложными системами наиболее глубоких морфогенетических корреляций, с одной стороны, и системой биологических координаций в условиях ограниченной среды (при специализации организма) — с другой.

Различные формы корреляций являются выражением целостности организма в его индивидуальном развитии. Эта целостность проявляется и в регуляторных его реакциях на изменения внешней среды, и даже в реакциях на некоторые нарушения во внутреннем его строении.

Различные формы координаций являются выражением того, что организм в эволюции изменяется как целое и как целое, а не только в отдельных своих частях, приспособляется к условиям окружающей среды.

ГЛАВА VII

ПРОБЛЕМА СООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ ИНДИВИДУАЛЬНЫМ И ИСТОРИЧЕСКИМ РАЗВИТИЕМ

1. УЧЕНИЕ О ПАРАЛЛЕЛИЗМЕ И БИОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЗАКОН

> Таковы, как мне кажется, руководящие факты эмбриологии, которые, не уступая в своем значении никаким другим фактам, объясняются с точки зрения того принципа, что изменения многочисленных потомков какого-то одного отдаленного прародителя появляются не в очень раннем периоде жизни и передаются по наследству в соответствующем периоде. Интерес к эмбриологии значительно повысится, если мы будем видеть в зародыше более или менее затемненный образ общего прародителя, во взрослом или в личиночном его состоянии, всех членов одного и того же большого класса.
>
> Ч. Дарвин.

В процессе эволюции изменяется весь организм в целом, т. е. все его части и все стадии его развития. Изменяются и факторы индивидуального развития, и специфика формообразовательных реакций. В историческом развитии организма (филогенез) перестраивается, следовательно, и его индивидуальное развитие (онтогенез). Их изменения взаимозависимы и взаимообусловлены, так как онтогенез, как и вся организация, есть результат исторического развития, т. е. филогенеза, и, с другой стороны, историческое развитие строится только на почве индивидуальных изменений признаков организации, т. е. на почве изменений онтогенеза. В связи с этим небезынтересно проследить за развитием взглядов на эти зависимости и пересмотреть формулировку биогенетического закона, в котором Геккель пытался выразить наблюдаемые взаимоотношения.

Еще в XVIII в. наряду с представлениями о «лестнице существ» производилось иногда сопоставление между последовательными стадиями зародышевого развития и степенями усложнения животного организма. В совершенно ясной форме учение о параллелизме было изложено впервые Кильмейером.

Сравнение стадий развития зародыша высшего животного со ступенями усложнения организации, ведущими от низших животных к высшим, проводилось затем многими авторами первой половины XIX столетия, например известным немецким зоологом-анатомом Меккелем, который посвятил этому вопросу специальное исследование. Знаменитый эмбриолог К. Бэр выступил, однако, решительным противником этого учения. Он особенно возражал против возможности сравнивать зародыши высших животных со взрослыми низшими: «. . . зародыш высшей животной формы никогда не бывает подобен другой животной форме, а лишь ее зародышу». С другой стороны, сам Бэр замечает некоторую связь между последовательностью в развитии признаков у зародыша и их систематическим значением. Отмечает он также сходство между зародышами, относящимися к одному типу животного царства (рис. 135). С исключительной тщательностью он проводит сравнение эмбрионального развития многих позво-

ночных и в результате этого дает безупречную формулировку некоторых закономерностей, не потерявшую своего значения и в настоящее время. Положения Бэра сводятся к следующему.

1. Эмбрионы обнаруживают уже начиная с самых ранних стадий известное общее сходство в пределах типа.

2. Эмбрионы последовательно переходят в своем развитии от общих признаков типа ко все более специальным признакам. Позднее всего развиваются признаки, указывающие на принадлежность эмбриона к определенному роду, виду, и, наконец, развитие завершается появлением характерных особенностей данной особи.

3. Эмбрионы различных представителей одного типа в своем развитии все более обособляются друг от друга.

Первое положение можно назвать законом зародышевого сходства. Второе положение хотя и допускает ряд исключений (некоторые видовые и даже расовые признаки проявляются чрезвычайно рано), но в общем верно отражает последовательность появления признаков различного систематического значения. Третье положение может быть названо законом эмбриональной дивергенции. У Бэра эти обобщения могли иметь лишь скромное значение эмпирических правил, так как вне эволюционной теории они не имели разумного объяснения.

Эволюционное учение, разработанное Ч. Дарвином, озарило исключительно ярким светом проблему закономерностей онтогенетического развития.

Зародышевое и личиночное сходство (рис. 135, 136) объясняется теперь действительным родством организмов, а их постепенное расхождение (эмбриональная дивергенция) является очевидным отражением исторического расхождения данных форм (филогенетической дивергенции). Уже Ч. Дарвин дал исчерпывающее объяснение всем основным закономерностям индивидуального развития: «Так как многочисленные слабые последовательные изменения появились у разных видов не в раннем возрасте и передались наследственно в соответствующем возрасте, то молодые могут изменяться очень мало и должны походить друг на друга гораздо более, нежели взрослые. . .».

Увлеченный идеями Ч. Дарвина, молодой тогда эмбриолог и зоолог Ф. Мюллер предпринял обширное исследование истории развития различных ракообразных, давшее ряд блестящих подтверждений дарвиновской теории. Результаты исследования изложены в классической книге, озаглавленной «За Дарвина» (1864). Мюллер подчеркивает с предельной ясностью, что изменения онтогенетического развития, лежащие в основе процесса эволюции, могут выражаться: 1) в изменениях ранних стадий развития органов, при которых сохраняется лишь общее сходство молодых эмбрионов, или 2) в изменениях поздних стадий развития органов, следствием которых является продление и усложнение онтогенеза, связанное с надставкой стадий и повторением (рекапитуляцией) в индивидуальном развитии признаков более далеких взрослых предков.

«Потомство достигает нового предельного состояния, или уклоняясь рано или поздно в сторону уже на пути к приобретению родительской формы, или выполняя данный путь без уклонения в сторону, с тем чтобы вместо остановки пройти потом дальше. . .». «В первом случае история развития потомков будет совпадать с историей развития предков только до момента расхождения их путей, так что о строении предков во взрослом состоянии она нам ничего не сообщает. Во втором случае потомки проходят все развитие предков, и поскольку происхождение данного вида основывается на этом втором способе продвижения вперед, историческое развитие вида будет отражаться в истории его индивидуального развития».

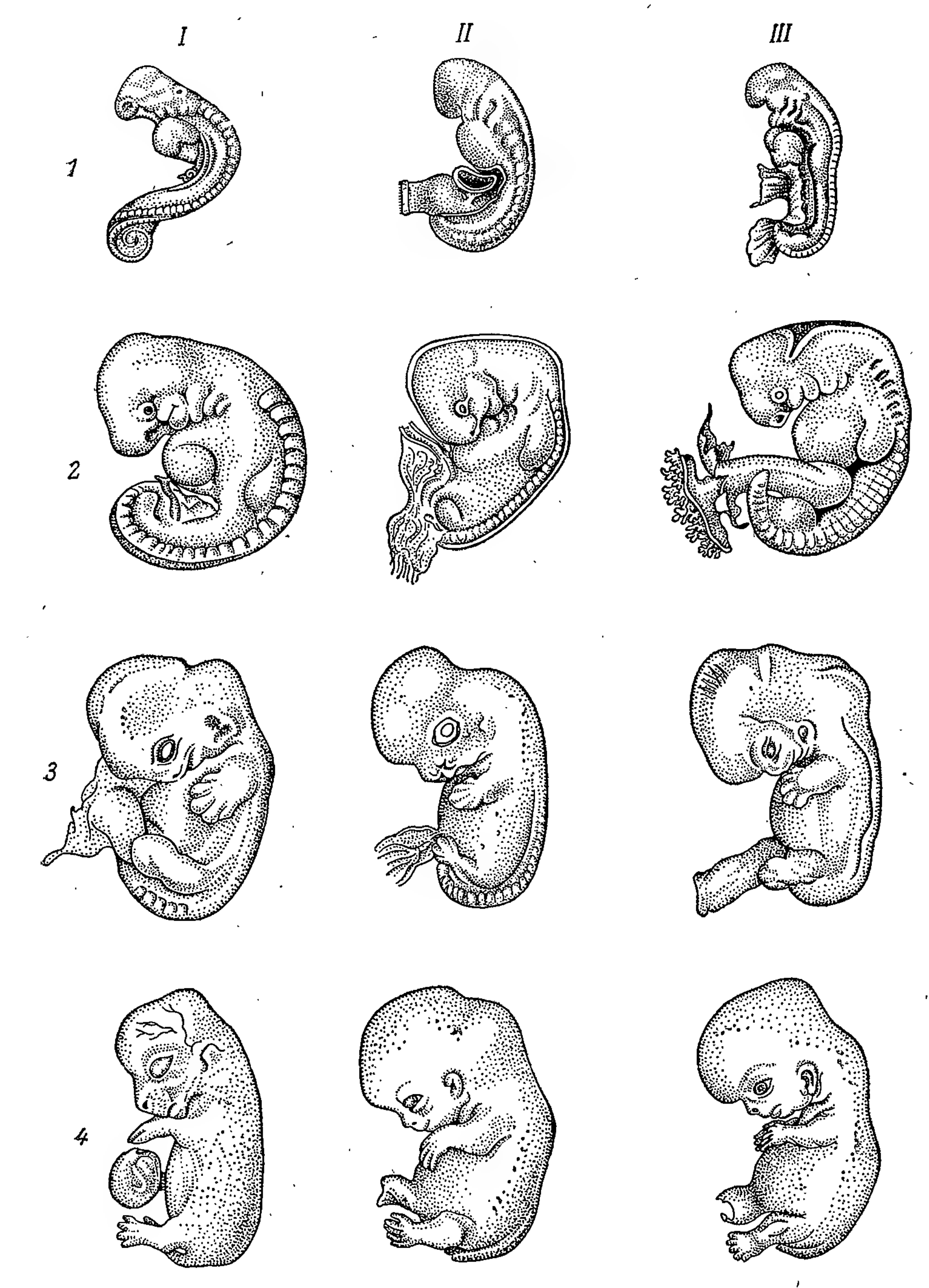


Рис. 135. Зародыши кролика (*I*), обезьяны (*II*) и человека (*III*) на разных стадиях развития (*1—4*).

Зародышевое сходство наиболее выражено на ранних стадиях; позднее проявляется эмбриональная дивергенция форм.

Позднее Геккель дал блестящую, но слишком ограниченную формулировку этих соотношений в своем известном биогенетическом законе: «Онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза, обусловленное физиологическими функциями наследственности (размножения) и приспособления (питания)». Биогенетический закон Геккеля выражает лишь второй способ исторических изменений Мюллера — эволюцию путем надставок новых стадий. Известные еще Дарвину эмбриональные изменения, не связанные с приспособлением самого эмбриона, остались вне поля зрения Геккеля. По Геккелю, онтогенез есть сокращенное повторение филогенеза, т. е. как бы кратко записанная история организма.

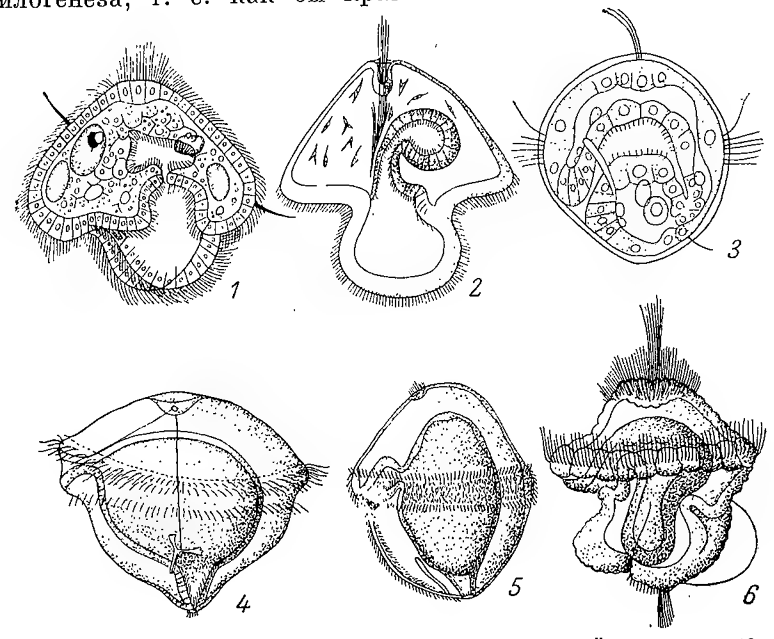


Рис. 136. Личиночное сходство различных червей и моллюсков.

1 — личинка ресничного червя *Stylochus*; *2* — пилидий немертины; *3* — молодая трохофора кольчатого червя *Eupomatus*; *4* — трохофора кольчатого червя *Polygordius*; *5* — трохофора кольчатого червя *Echiurus*; *6* — трохофора моллюска *Patella*.

По мере эволюции взрослого животного изменяется, конечно, и эмбрион, но, по представлению Геккеля, это происходит только путем удлинения онтогенеза, как бы путем прибавления новых записей, а не путем изменения всего текста. Эмбриональное развитие остается по сути неизмененным и лишь удлиняется прибавлением стадий развития вновь приобретенных признаков.

Хотя Геккель и вносит известные поправки, но он относит их только на счет приспособления самого зародыша (или личинки) к его специфическим условиям существования (рис. 137, 138). Следовательно, эти изменения не связаны с эволюцией взрослого животного — это нечто иное и притом чуждое первоначальному ходу онтогенетического развития. Геккель говорит об исторически обусловленных (консервативной наследственностью) процессах развития — о «палингенезах» — и о позднейших нарушениях и искажениях этого развития, т. е. о «ценогенезах», основанных на приспособлении (через прогрессивную наследственность) самого эмбриона (личинки). История взрослого организма рассматривается при этом в отрыве от истории эмбриона. Взрослый организм имеет как будто свою историю, не зависимую от истории эмбриона. Эти воззрения Геккеля являются логическим следствием его механоламаркистских представлений.

Активное приспособление как взрослого животного, так и эмбриона к меняющейся среде и прогрессивная наследственность, т. е. унаследование результатов индивидуального приспособления, лежат в основе понимания Геккелем эволюционного процесса. Он говорит даже, что филогенез есть «механическая причина онтогенеза». У предшественников Геккеля — Дарвина и Мюллера — не было этого отрыва истории эмбриона от истории взрослого животного. Они ясно понимали значение эмбриональных изменений в эволюции организмов. Однако среди биологов получили распространение именно взгляды Геккеля. Позднее Э. Менерт (E. Mehnert) пытался углубить понимание биогенетического закона с позиций механоламаркизма, а Вейсман своей теорией развития стремился подвести под него теоретическую базу (стр. 157).

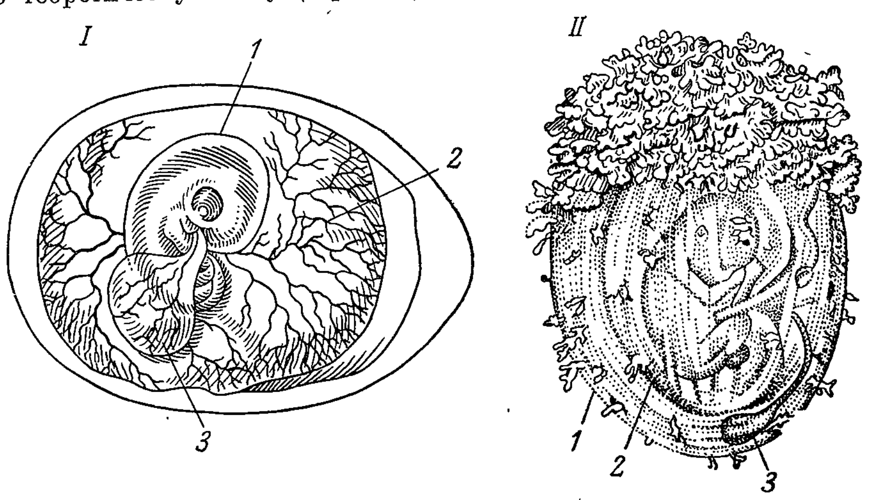


Рис. 137. Зародышевые оболочки позвоночных.

I — зародыш курицы с его оболочками: *1* — амнион; *2* — желточный мешок; *3* — аллантоис. *II* — четырехмесячный зародыш человека в зародышевых оболочках: *1* — хорион; *2* — амнион; *3* — желточный мешок.
Пример зародышевых приспособлений.

Несмотря на наличие ряда крупных упущений в теории Геккеля, все же нельзя недооценивать огромного значения биогенетического закона в истории развития морфологии и самого эволюционного учения. По мере дальнейшего хода исследований оказывалось, однако, все труднее укладывать накапливавшиеся факты в пределы слишком узко сформулированной теории. Усиливались голоса критики, доходившей порою до полного отрицания какого бы то ни было значения биогенетического закона. Казалось, что он себя исчерпал и уходит в область истории науки с ее неизбежными ошибками.

Изучение индивидуального развития животных дало достаточно доказательств их исторического развития, а уточнение конкретного хода последнего оказалось невозможным, если оставаться на позициях геккелевских представлений. Нужно было вернуться на правильные методологические позиции Дарвина и Мюллера, отбросив как ламаркизм Геккеля, так и представления Вейсмана. Это и было сделано усилиями ряда ученых; наиболее велики заслуги Г. де Бера (G. de Beer) и А. Н. Северцова. Трудами последнего вся проблема соотношений между онтогенезом и филогенезом была поставлена на новые рельсы.

Онтогенез не только результат филогенеза, но и его основа. Онтогенез не только удлиняется путем прибавления стадий: он весь перестраивается в процессе эволюции; он имеет свою историю, закономерно связанную с историей взрослого организма и частично ее определяющую.

Филогенез нельзя рассматривать как историю лишь взрослого организма и противополагать онтогенезу. Филогенез и есть исторический ряд известных (отобранных) онтогенезов.

В процессе эволюции перестраиваются все стадии развития. Новые изменения падают нередко на последние стадии формообразования. Онтогенез усложняется путем прибавления, или надставки, стадий, что Северцов назвал анаболией. Только в этом случае имеются все предпосылки для повторения в онтогенезе исторических этапов развития данных частей у далеких предков (рекапитуляция). Онтогенез может, однако, изменяться и на любых иных стадиях развития, отклоняя при этом все позднейшие стадии от прежнего пути (девиация). Наконец, возможно и изменение самих зачатков органов или частей (архаллаксис). Тогда весь онтогенез оказывается измененным, и в индивидуальном развитии потомков не сохраняется указаний на последовательность прохождения исторических этапов развития их предков.

Если мы рассматриваем онтогенез как индивидуальный этап, как отдельное звено в цепи филогенетических изменений организма, то мы не имеем никакого права отрывать друг от друга и противополагать онтогенез филогенезу, как это делал Геккель.

Нельзя также сохранять геккелевские термины «палингенез» и «ценогенез» в прежнем их понимании. В эволюции перестраиваются и палингенезы, а с другой стороны, и ценогенезы имеют свою, иногда очень длинную историю. Ценогенезы нередко явно палингенетичны. Лучше понимать под палингенезом только зародышевое сходство животных одного типа, отмеченное еще Бэром и Дарвином, а под ценогенезом — эмбриональные (и личиночные) приспособления. Для процессов индивидуального развития, рассматриваемых как повторение завершенных состояний предков (т. е. для главного содержания геккелевских палингенезов), предлагается пользоваться термином «рекапитуляция» (от латинского слова capitulum — глава; recapitulatio — повторение глав).

Во всей проблеме взаимоотношений между индивидуальным и историческим развитием особого внимания заслуживает ее наиболее существенная часть — повторение в онтогенезе исторических этапов развития организма, т. е. вопрос рекапитуляции. Он еще недостаточно разработан. Необходимо, однако, отметить некоторые факты. Эмбриональные зачатки органов нельзя считать лишенными функции. Во многих случаях они играют весьма важную роль в самом процессе эмбрионального формообразования. Поэтому можно поставить вопрос: не объясняется ли наличие в эмбриогенезе многих древних образований существованием более или менее сложных коррелятивных связей данных зачатков с другими частями, сохраняющими свое жизненно важное значение для организма? Быть может, это могло бы нам помочь объяснить распространенность явлений зародышевого сходства.

Большое значение имеет также соображение Ч. Дарвина, повторенное затем Т. Морганом, что изменения, возникающие на ранних стадиях развития, приводят чаще к более крупным нарушениям строения и даже уродствам, которые не могут иметь значения в процессе эволюции. Эволюция строится поэтому главным образом на незначительных наследственных изменениях, впервые проявляющихся на более поздних стадиях развития.

2. ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

В процессе эволюции перестраивается весь онтогенез в целом. Изменяется организация яйца — распределение и количество желтка, более тонкая структура яйца, яйцевые оболочки. Изменяются уже самые первые



К. А. Тимирязев (1843—1920).



А. Н. Северцов (1866—1936).



Ф. Мюллер
(1822—1897).



А. Дорн
(1840—1909).

стадии его развития — способ дробления, тип гаструляции, способ образования зародышевых листков и формирования зачатков отдельных органов. Изменяются процессы дифференцировки органов, их рост и соотношения. Нетрудно показать, что все эти изменения далеко не объясняются только лишь приспособлением эмбриона (рис. 137) или личинки к специфическим условиям их существования (рис. 138). Большое разнообразие личиночных форм различных морских немертин, кольчецов (аннелид), раков, моллюсков, иглокожих, а также отчасти костистых рыб объясняется несомненно их приспособлением к самостоятельному, обычно пелагическому, образу жизни. Однако, помимо этих различий, мы находим множество других изменений, не связанных непосредственно с такими приспособлениями. Перестраиваются зачатки, меняются процессы дальнейшего развития органов, и нередко такие изменения непосредственно связаны именно с эволюцией органов взрослого животного — филэмбриогенезы Северцова (см. стр. 357).

В процессе эволюции более сложных форм организации беспозвоночных и особенно позвоночных животных намечаются некоторые общие тенденции, т. е. типичные линии прогрессивного развития их онтогенеза.

Прежде всего вполне понятно, что прогрессивное усложнение организации взрослого животного сопровождается и усложнением процессов индивидуального развития, в результате которых эта организация создается. Формообразовательные процессы дифференцируются на все более частные. Это усложнение процессов развития легко выявляется при сравнении низших и высших представителей всякой большой группы животных. Любая ктенофора отличается более сложным развитием от любой гидромедузы, высшие черви (кольчецы) имеют более сложный эмбриогенез, чем низшие (турбеллярии), и особенно — высшие позвоночные отличаются гораздо более сложными процессами морфогенеза, чем низшие позвоночные. Еще ярче выступает сложность эмбриогенеза позвоночных при сравнении с низшими хордовыми, например ланцетником. При этом отмечается не просто удлинение процессов развития. Перестраивается и усложняется весь онтогенез начиная с самых ранних стадий. Вспомним, насколько изменены у высших позвоночных процессы гаструляции и образования зародышевых листков. Особенно это бросается в глаза, если обратиться к млекопитающим: здесь первые стадии развития настолько изменены, что с трудом поддаются анализу с исторической точки зрения. Многие особенности характеризуют эмбриональное развитие центральной нервной системы млекопитающих, развитие уха, многих частей скелета, даже на ранних стадиях. Развитие любой системы органов, любого отдельного органа усложняется по мере прогрессивного развития данной системы или органа в эволюции взрослого животного.

Одновременно происходит, однако, и процесс упрощения или, точнее, рационализации, усовершенствования индивидуального развития. Морфогенез идет все более прямым путем. Зачатки жизненно важных систем и органов развиваются на все более ранних стадиях. В особенности у многих червей (нематод, кольчецов), моллюсков, насекомых, а также у оболочников происходит очень раннее обособление зачатков, которое у зародышей с небольшим еще числом клеток связано с уменьшением размеров и числа составляющих эти зачатки клеток. В конце концов нередко зачатки отдельных органов, их систем и даже сложных комплексов — зародышевых листков — состоят только из одной пары клеток, получивших название телобластов (малощетинковые черви, пиявки и др.). Раннее обособление зачатков связано и с ранней дифференцировкой плазматических структур в бластомерах яйца и даже в нераздробленном, а иногда еще и неоплодотворенном яйце. Дробление получает детерминированный характер, так что из каждого бластомера развиваются совершенно опре-

деленные части и органы. Такое развитие может быть условно названо мозаичным (хотя о полной мозаичности, т. е. распределении готовых зачатков в понимании преформистов, не может быть и речи). Это одно из возможных направлений эволюции онтогенеза, осуществившееся у круглых червей, кольчецов, большинства моллюсков и у оболочников. В основном сходно шла эволюция онтогенеза у насекомых, где она также привела к мозаичному характеру развития.

Наиболее примитивной формой индивидуального развития является несомненно свободное развитие, без какой-либо особой защиты, в той же водной среде, в которой живет и взрослое животное. Яйца лишены заметных запасов желтка, они дают начало маленькой, чрезвычайно просто построенной личинке, которая, самостоятельно питаясь, увеличивает свою массу и постепенно преобразовывается во взрослую форму. Так развиваются наиболее примитивные морские беспозвоночные начиная с представителей губок и кишечнополостных. Таким образом, наиболее примитивной формой онтогенеза является личиночное развитие без особых форм метаморфоза.

Один из путей эволюции онтогенеза, осуществившийся у насекомых, идет в направлении удлинения периода личиночной жизни и перехода к развитию с метаморфозом. В течение личиночного периода происходит главным образом рост личинки. Последняя приспособляется к самостоятельной жизни в известных условиях внешней среды и приобретает вполне пригодную для этой жизни организацию (рис. 138). Однако личинка не размножается. Половой зрелости достигает лишь взрослое животное, живущее в совершенно иной обстановке. Соответственно его организация не только сложнее, но обычно и резко отлична от личиночных форм. Органы взрослого насекомого закладываются еще у зародыша и сохраняются у личинки в скрытой форме имагинальных дисков. Только в конце личиночного периода начинается подготовка к бурной перестройке организации — к метаморфозу, протекающему под защитой специальных оболочек (куколки, кокона) и в возможно защищенной обстановке (защитная окраска, скрытое положение в листьях, почках, в коре, в земле и т. п.). В этом переходном периоде между личинкой и взрослой формой активная жизнь организма прекращается. После прохождения полного метаморфоза животное уже не растет, иногда даже не питается, а приступает более или менее быстро к половому размножению, используя в качестве источника энергии пищевые запасы, полученные еще от личинки (жировое тело). В этом случае, следовательно, функции питания и соответственно весь процесс роста концентрируются в одном резко обозначенном периоде онтогенеза — в стадии личинки. Процессы же формообразования распределяются между эмбриональным развитием яйца, с одной стороны, и метаморфозом личинки — с другой.

Другие пути эволюции привели к результату, в известном смысле противоположному как мозаичному типу развития, так и развитию с метаморфозом. Увеличение запаса питательных веществ в яйце за счет материнского организма вместе с различными средствами защиты развивающегося зародыша обеспечивает возможность более длительных и сложных процессов эмбрионального развития, сопровождающихся увеличением массы за счет этого запаса, т. е. без самостоятельного питания личинки.

Если зародыш развивается под защитой яйцевых оболочек, то процессы тканевой и клеточной дифференцировки могут запаздывать, так как такая дифференцировка необходима лишь для тканей и клеток свободного организма (личинки) в его активной жизненной деятельности. Такое запаздывание связано с известными преимуществами: процессы морфологической дифференцировки, т. е. обособления и формирования зачатков органов, протекают в индифферентных еще клеточных массах несомненно

с гораздо большей скоростью и при значительно меньшей затрате энергии.

Таким образом, мы и видим в большинстве филогенетических рядов удлинение развития за счет все возрастающих запасов желтка (иногда и путем перехода к иным формам питания зародыша) под защитой яйцевых оболочек (рис. 137). Развивающийся организм приобретает при этом все более характерные «эмбриональные» формы, а процессы тканевой дифференцировки отодвигаются на все более поздние стадии развития. На ранних стадиях развития весь организм состоит из очень мало дифференцированных эмбриональных эпителиев, образующих пузырчатые, трубчатые и складчатые зачатки органов, и более или менее значительных масс эмбриональной соединительной ткани — мезенхимы, заполняющей промежутки между эпителиальными зачатками и частью, образующей местные сгущения — зачатки мезенхиматозных органов.

Такая прогрессивная эмбрионализация облегчает процессы перестройки эмбриона. Зародыш приобретает бо́льшую пластичность, так как малодифференцированные его ткани наиболее лабильны и вместе с тем наиболее способны к регуляторным процессам. Последнее свойство особенно обеспечивает сохранение нормального строения при случайных нарушениях обычных условий развития. Такое обеспечение достигается существованием сложной системы взаимозависимостей регуляторного характера. У позвоночных животных, у которых эмбриональное развитие достигает наибольшей сложности, мы знаем и наиболее сложную систему эмбриональных зависимостей.

Эволюция онтогенеза составляется, следовательно, из процессов совершенно различного характера: 1) приспособления самого зародыша, или личинки, к окружающей его среде; 2) прогрессивной дифференцировки эмбриона, связанной с эволюцией взрослого организма, т. е. ряда филэмбриогенезов; 3) процессов как глубокой перестройки самого онтогенеза, так и усовершенствования факторов индивидуального развития организма.

Зародышевые и личиночные приспособления

При этих различных тенденциях к прогрессивному усложнению онтогенеза известные его фазы приобретают специфический характер: зародыш, личинка, молодь или куколка получают свои особенности, характеризующие их, с одной стороны, как фазы развития известного организма, а с другой — как существа, живущие в определенных условиях внешней среды (рис. 137 и 138). Первое определяет наличие известных формообразовательных реакций и развивающихся зачатков, связанных сложной системой взаимозависимостей. Второе обусловливает наличие приспособительных реакций и структур данной стадии развития организма соответственно жизненным условиям характерной для него внешней среды.

Перестраивается, следовательно, весь онтогенез и каждая его стадия в зависимости от двух основных условий: требований, определяемых последовательностью фаз развития данного организма от яйца и до взрослого животного, и требований, обусловливаемых положением развивающегося организма во внешней среде. Во многих случаях эти требования могут быть противоречивыми. Противоречия между формообразовательными процессами и положением организма во внешней среде приводят к рассредоточению этих процессов по различным периодам развития. Формообразование ограничивается эмбриональным периодом (и метаморфозом), а активная жизнь концентрируется на личиночном периоде и в фазе роста молодого животного. Противоречия в требованиях среды, предъявляемых к разным периодам развития организма соответственно различному положению последнего, разрешаются в специфических приспособлениях, харак-

терных для каждого периода развития, — в «стадийности» процессов онтогенеза. Таким образом, каждая стадия развития получает свою специфическую организацию. В результате историческое расхождение форм на отдельных стадиях развития может достигнуть большей степени, чем расхождение взрослой организации.

Так, например, очень разнообразно строение личинок различных комаров и многих других насекомых при сравнительно большом сходстве взрослых организмов (рис. 138). Нередко сильно отличаются и личинки близких видов костистых рыб, если они ведут различный образ жизни (донный, пелагический). У личинок амфибий развиваются специальные

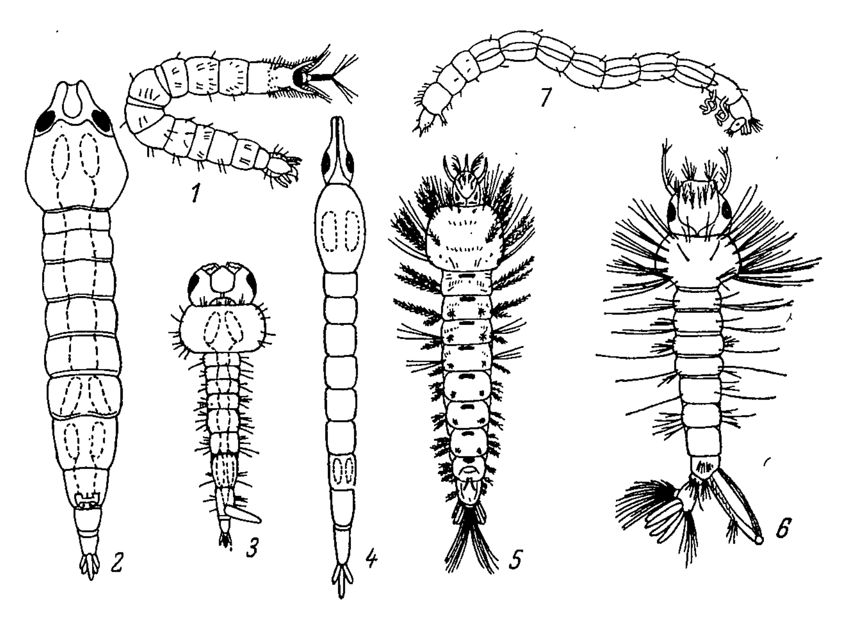


Рис. 138. Дивергенция личиночных форм у комаров в процессе их эволюции

1 — *Paradixa*; 2 — *Mochlonyx*; 3 — *Cryophila*; 4 — *Chaoborus*; 5 — *Anopheles*; 6 — *Aedes cinereus*; 7 — *Tendipes plumosus*.
Примеры приспособления личинок к специфическим условиям их существования.

личиночные органы, как например наружные жабры, роговые челюсти у головастиков, хвостовой плавник и т. п.

Несмотря на всеобщность этих явлений приспособления различных стадий развития к своим специфическим и, следовательно, часто резко различным условиям существования, нельзя все же думать об их независимости друг от друга. Даже при большом расхождении в строении все же каждая предыдущая стадия является базой для развития последующей, и более поздние стадии в своем строении и в процессах формообразования почти полностью зависят от предыдущих.

Борьба за существование может иметь на разных стадиях развития различный характер, как и в смысле остроты этой борьбы, так и в смысле качественных требований, предъявляемых средой. Однако естественный отбор действует не изолированно на ту или иную стадию. Отбираются всегда целые онтогенезы, и именно только такие, которые в конце концов, после всей серии преобразований и борьбы с разнообразными факторами внешней среды, оставляют все же достаточное потомство для длительного поддержания существования данной формы, т. е. для осуществления последовательного ряда дальнейших подобных же онтогенезов.

Филэмбриогенезы

Эволюция онтогенеза выражается, как мы уже отмечали, не только в зародышевых и личиночных приспособлениях (что соответствует ценогенезам в узком смысле этого понятия). Не менее характерны и те перестройки формообразовательных процессов, которые связаны с эволюцией взрослого организма. Уже Дарвин говорил об изменениях, возникающих не на самых ранних стадиях развития. Мюллер стал различать постепенные уклонения, возникающие на ранних или более поздних стадиях, и новые добавления, появляющиеся в конце формообразования. А. Н. Северцов еще яснее противопоставил такие изменения ценогенезам (как зародышевым приспособлениям) и назвал их филэмбриогенезами.

Филэмбриогенезы — это эмбриональные изменения, связанные с филогенетическим развитием взрослого организма. Так как любое индивидуальное уклонение коренится в процессах онтогенетического развития, то естественный отбор таких уклонений, лежащий в основе эволюции органических форм, неизбежно ведет к перестройке онтогенеза. Вопрос лишь в том, на каких стадиях и почему возникают такие изменения. А. Н. Северцов различает следующие типы филэмбриогенезов:

1) анаболии, или надставки, т. е. изменения конечных стадий формообразования, после которых следует лишь рост данной структуры;

2) девиации, или уклонения в ходе формообразования;

3) архаллаксисы, или изменения самих зачатков.

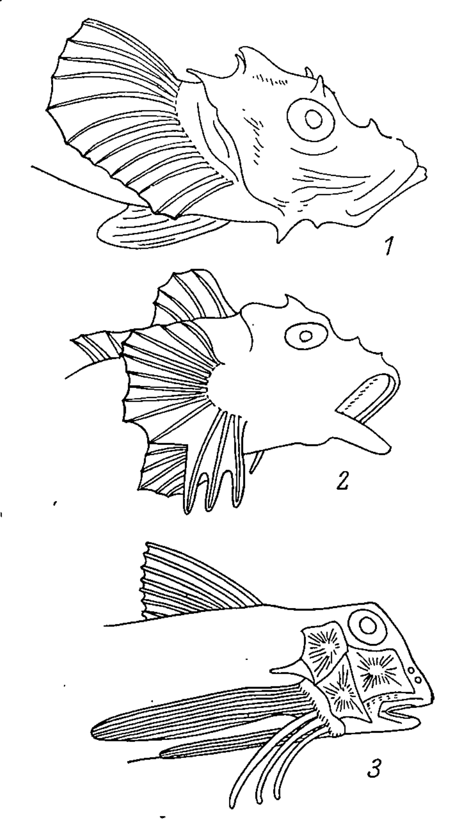


Рис. 139. Развитие грудных плавников у морского петуха (*Trigla*). (По А. Н. Северцову).

1 — крупный малек, у которого плавники имеют нормальное для бычков строение: все лучи грудного плавника соединены между собой общей перепонкой; 2 — более крупный малек, у которого наметилось обособление трех первых плавниковых лучей; 3 — взрослая тригла с тремя пальцеобразными придатками в передней части. Пример эволюционных преобразований путем надставки стадий (анаболия).

А н а б о л и и, или надставки стадий, представляют весьма распространенный способ изменения онтогенеза в процессе эволюции организмов. Уже законченный в общем формообразовательный процесс дополняется дальнейшими дифференцировками, приводящими к новому, обычно более сложному его завершению. Во многих случаях формообразовательные процессы столь сложны, что и не допускают существенных изменений начальных или средних стадий развития. Лишь тогда, когда основы будущей структуры жизненно важного органа заложены, возможны некоторые ее изменения — варианты, не нарушающие жизнеспособности организма. Так, на поздних стадиях развития происходят обычно изменения в строении скелета позвоночных. Естественно, что на поздних же стадиях возникают и изменения в дифференцировке мышц, в распределении кровеносных сосудов и т. п. В качестве конкретного примера можно привести историю развития грудных плавников морского петуха (*Trigla*; рис. 139),

у которого сначала формируются обычные плавники, как и у других рыб, а затем передние три луча разрастаются и обособляются, образуя характерные для рода триглы пальцеобразные придатки.

Девиации, или уклонения в развитии, встречаются также в высшей степени часто (по существу, любое изменение может быть истолковано как девиация того или иного формообразовательного процесса), обнаруживаясь, однако, лишь постепенно, по мере хода известного формообразования. Таковы изменения в интенсивности роста отдельных частей (скелета, мышц, нервных центров). Однако и многие преобразования качественного характера возникают постепенно, в процессе самого развития. В качестве примера девиации можно указать на развитие органа обоняния у морской щуки (*Belone*), у которой в обонятельной ямке в отличие от других костистых рыб образуется лишь одна обонятельная складка, превращающаяся в грибообразный вырост, а другие складки не развиваются вообще. В результате оказывается измененным строение всего органа, который имеет только одну ноздрю, вместо обычных передней и задней, так как развитие грибообразного выроста, по-видимому, препятствует образованию мостика, разделяющего единую первичную ноздрю на две.

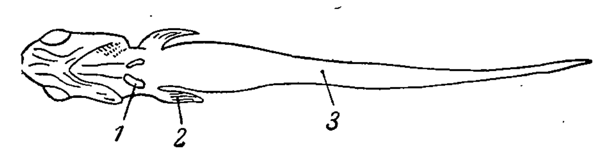


Рис. 140. Малек бычка (*Gobius capito*) с закладками брюшных плавников (*1*) впереди грудных (*2*); *3* — анальное отверстие. Вид с брюшной стороны. (По А. Н. Северцову).

Брюшные плавники находятся в том же вторичном положении, что и у взрослой рыбы. Перемещение их от анального отверстия вперед под голову исторически происходило посредством перемещения уже самых ранних закладок. Пример эволюционных преобразований путем изменения зачатка органа (архаллаксис).

Архаллаксисы т. е. изменения зачатков, выражаются в изменении времени закладки органа (гетерохрония), в изменении его начальной массы или положения (гетеротопия) или в первых процессах его расчленения. Некоторые признаки организации только и могут быть изменены путем архаллаксисов. Таковы, например, такие признаки, как число метамеров или вообще гомономных частей — число позвонков, число лучей плавников, число зубов, оно меняется лишь в результате изменения числа зачатков, на которые расчленяется соответствующий материал зародыша (осевая мезодерма, мезенхима плавника, зубная пластинка). Эволюция таких признаков идет на основе отбора онтогенезов с измененным числом зачатков (как благоприятных в данных условиях индивидуальных уклонений). Конкретным примером архаллаксиса может служить перемещение брюшных плавников вперед, под грудные плавники, у некоторых костистых рыб (рис. 140).

Эволюция путем анаболий, девиаций или архаллаксисов ведет к существенно различным результатам.

Ясно, что эволюция путем надставки стадий (анаболии) связана не только с сохранением зародышевого сходства между родственными организмами, но и ведет к повторению в онтогенезе потомков пройденных в историческом прошлом предковых стадий, т. е. к типичной рекапитуляции (рис. 141, *A*).

В случае девиаций, охватывающих различные стадии, удлинения морфогенеза не происходит. Онтогенез изменяется в процессе эволюции начиная с некоторых средних стадий развития (рис. 141, *B*). Сохраняется сходство ранних стадий (*a*, *b*) зародышевого развития у потомков по сравнению с их предками, а также и у родственных организмов между собой, но явной рекапитуляции предковых состояний при этом не наблюдается.

В случае эволюции путем изменения зачатков (архаллаксисы) удлинения морфогенеза также не происходит (рис. 141, *C*). Онтогенез меняется с первых его стадий (в каждом формообразовательном процессе). Историческая последовательность изменений совершенно не отражается в какой-либо последовательности онтогенетических стадий. Даже простое зародышевое сходство постепенно стушевывается. Эмбрионы потомков отли-

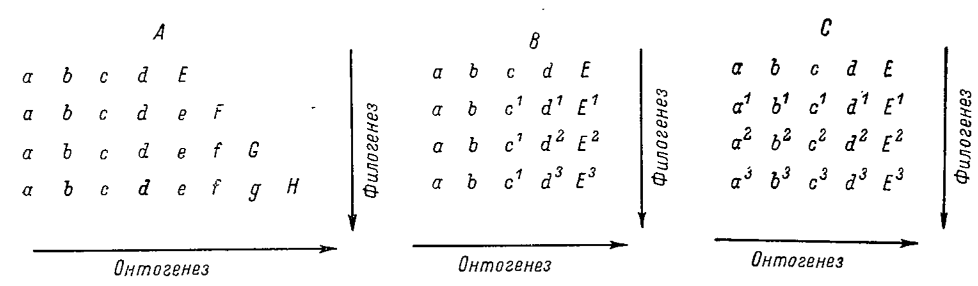


Рис. 141. Схемы, поясняющие роль анаболий, девиаций и архаллаксисов в эволюции онтогенезов.

A — надставки стадий ведут к рекапитуляции предковых состояний *E*, *F*, *G* в онтогенезе потомка (*e*, *f*, *g*). *B* — девиации, ведут к изменению онтогенеза начиная с промежуточных стадий развития (*c*); сохраняется зародышевое сходство на ранних стадиях (*a*, *b*). *C* — архаллаксисы, ведут к изменению всего онтогенеза (для органа — начиная с его закладки).

чаются тогда от эмбрионов их предков почти в той же мере, как взрослые организмы друг от друга (если отвлечься от того обстоятельства, что отсутствие многих дифференцировок, т. е. недостаток конкретного оформления, делает эмбрионы в общем более сходными).

Таким образом, в основе явлений рекапитуляций, т. е. закономерностей, охватываемых биогенетическим законом, лежит эволюция, определяемая изменением конечных стадий формообразования (т. е. осуществляемая путем анаболий). Что же касается зародышевого сходства, то оно обусловливается относительно стойким наследованием некоторой общей основы эмбрионального развития, поддерживаемым как при анаболиях, так отчасти и при девиациях.

Автономизация онтогенеза

Кроме процессов перестройки онтогенеза, связанных с приспособлениями зародыша или личинки к условиям существования (эмбриоадаптации или ценогенезы в узком смысле), и процессов его перестройки в связи с приспособительной эволюцией взрослого организма (филэмбриогенезы), можно отметить еще целую серию изменений онтогенеза, непосредственно не диктуемых частными условиями существования взрослого организма, личинки или эмбриона. Это — преобразования процессов и в особенности самих факторов развития, означающие известную рационализацию онтогенеза. Эти преобразования хотя и не меняют конечного результата при нормальных условиях внешней среды, однако связаны с развитием большей устойчивости форм и в этом отношении имеют большое значение. Мы уже отметили основные линии такой перестройки онтогенеза, и в частности указали на пути эволюции эмбрионального развития, ведущие в одних случаях к раннему обособлению зачатков и мозаичности развития зародыша, а в других — к накоплению запасов питательных веществ в яйце, прогрессивной эмбрионализации молодого организма и усложнению системы корреляций регуляторного характера.

И в тех, и в других случаях создаются весьма устойчивые механизмы индивидуального развития, обеспечивающие нормальное формообразование даже при наличии некоторых уклонений от нормальных условий

внешней среды. Создается известная независимость хода онтогенеза от обычных небольших колебаний в факторах среды. Условно можно говорить об автономности процессов развития.

Известная автономность жизненных процессов организма является вообще его явным отличием от тел неживой природы. Организм не подчиняется пассивно влиянию факторов внешней среды. Он нередко им активно противодействует, следуя своим собственным законам, определяемым исторически сложившейся организацией с ее нормой реакций. Поскольку такие реакции ведут к сохранению целостности живой системы, они являются реакциями регуляторного характера. Нужно особо отметить существование наравне с легко обратимыми физиологическими регуляциями (например, расширение кожных капилляров и потоотделение ведет при перегревании тела к его охлаждению) мало обратимых морфогенетических регуляций (например, удлинение хвоста и ушей и укорочение волос у крыс и мышей, развивающихся при высокой температуре среды, противодействует их перегреванию вследствие возможности более значительной теплоотдачи; разрастание механических тканей при усиленной нагрузке увеличивает их сопротивляемость разрыву). Эти регуляции входят в категорию приспособительных модификаций, которые приобретают большое значение при развитии организма в условиях изменчивой среды, когда организм не в состоянии активно менять свое отношение к факторам среды путем перемещения в иные условия. Поэтому способность к приспособительным модификациям достигает высокого уровня у растений. Такие реакции оказываются зависимыми от факторов внешней среды. Существование внутреннего механизма развития даже вполне зависимого процесса видно совершенно ясно по образованию весной световых или теневых листьев некоторых древесных пород в зависимости от условий освещения в прошлом сезоне, когда формировались почки. Механизм развития оказался индуцированным в почке, но проявился в следующем сезоне независимо от условий весеннего освещения. В процессе эволюции эти реакции, однако, нередко все более освобождаются от такой зависимости. Развиваются некоторые типичные формы приспособления («теневые» и «световые» листья, водная и наземная форма растения и т. п.), которые требуют для своей реализации лишь некоторого минимума интенсивности внешнего фактора (света, влажности). При известной интенсивности определенного внешнего фактора зависимая от него реакция наступает сразу в полном своем выражении. Такую форму индивидуального развития, зависимого в своем осуществлении от известного минимума интенсивности внешнего фактора, дающего лишь первый толчок к развертыванию внутреннего механизма типично детерминированного формообразовательного процесса, можно назвать **авторегуляторным** развитием.

Этот способ развития является почти общим правилом для растений, у которых листья различного типа (водные, ксерофильные или альпийские формы) образуются при достижении известных интенсивностей внешних факторов (освещения, температуры и т. п.). Однако он встречается и у животных. Если куколка *Araschnia levana* зимует или в эксперименте подвергается действию любых температур ниже 0°, то развивается типичная весенняя рыжая форма *A. levana*. При содержании куколки в течение 24 дней при температуре +2° получается промежуточная форма *A. perima*, а при любых более высоких температурах — типичная темная летняя форма *A. propsa*. В данном случае авторегуляторное развитие связано с явлениями сезонного полиморфизма, который обязан своим возникновением внешней среде, дающей (в виде различной температуры, а часто также длительности светового дня) стимул для развертывания наследственно детерминированной цепи реакций.

Фактором, высвобождающим механизмы различных путей индивидуального развития, может быть и питание. Полиморфизм у самок колониальных насекомых — пчел, муравьев и термитов — связан именно с различиями в питании личинки. Кроме нормальных самок, в этих случаях возникают и обладающие недоразвитым половым аппаратом самки в виде строго определенных типичных форм «рабочих» и иногда «солдат». При изменении питания реакция сразу и полностью переключается на иные рельсы. Это ясно указывает на существование внутреннего механизма, определяющего развитие этих форм. Характер питания играет роль фактора, лишь освобождающего одну из возможных цепей морфогенетических реакций. Вместе с тем ясно, что этот сложный, множественный механизм развития есть результат длительного процесса эволюции, сопровождавшегося выдифференцированием определенных, по-разному приспособленных типов организации, зависящих в своем развитии непосредственно от известного внешнего фактора. На этот путь эволюции указывает факт существования «неполного полиморфизма» у некоторых муравьев, у которых имеются рабочие разных размеров — от крупных до мелких, со всеми переходами. У других муравьев бывают «добавочные самки» как исторические пережитки таких рядов форм. Все эти факты показывают естественный путь эволюции от онтогенеза, вполне зависимого от факторов внешней среды, ко все более полной авторегуляции.

При переходе к авторегуляции организм освобождается от ведущей роли факторов внешней среды в его индивидуальном развитии. Значение последних сводится тогда лишь к пуску в ход внутреннего механизма развития при достижении известного минимального уровня их интенсивности. Такой тип развития повышает сопротивляемость организма различным неблагоприятным влияниям, делает его более устойчивым, освобождая от реагирования изменением строения на обычные колебания в факторах внешней среды (т. е. на случайные и кратковременные их изменения). Морфогенетические реакции заменяются в этом случае легко обратимыми физиологическими реакциями регуляторного характера.

Однако и при авторегуляторном развитии все же полностью не устраняется возможность неблагоприятных реакций на случайно и временно ненормально складывающиеся условия внешней среды. Для организма, фактически живущего в одной довольно определенной обстановке, наиболее существенным является полное обеспечение реализации одной лишь типичной структуры. В особенности это важно для животного, которое активно перемещается в ту обстановку, к которой оно приспособлено, и соответственным поведением избегает многих неблагоприятных влияний. В этом случае фактически имеет приспособительное значение лишь одна основная адаптивная норма. Вместе с тем появляется возможность обеспечения почти всего процесса индивидуального развития одними лишь внутренними факторами. Внешние факторы теряют тогда значение даже лишь освобождающих причин развития. Пусковой механизм включается внутри развивающегося организма (яйца, зародыша). Развитие становится автономным. Момент начала развития или начала известной фазы развития определяется в основном зрелостью самого зародыша, а не изменчивыми факторами внешней среды. Факторы среды не определяют ни специфики развития вообще, ни даже наступления той или иной из важных формообразовательных реакций. Известный комплекс нормальных условий среды определяет лишь **возможность** нормального развития. Значение внешних факторов, следовательно, снижается еще более. Они становятся — в пределах известных интенсивностей — лишь необходимыми условиями нормального развития.

Прогрессивная автономизация развития означает, следовательно, замену внешних факторов развития внутренними и вместе с тем стабили-

зацию форм. Она осуществляется в результате элиминации всех вредных уклонений от нормы, в том числе особенно — всех ошибочных реакций на случайные уклонения в факторах среды.

С этим механизмом стабилизации форм мы ознакомились при рассмотрении действия естественного отбора (стабилизирующий отбор, гл. III, 3).

Примером прогрессивной автономизации развития может послужить онтогенетический механизм дифференциации легких у наземных позвоночных. В развитии легочных альвеол первоначально, у низших Tetrapoda, решающую роль играет сама функция (точнее, растяжение легочных мешков воздухом), без которой эти структуры не развиваются. При переходе к филогенетически более дифференцированным, типично наземным формам, формообразовательное значение функции падает и сдвигается на более поздние стадии. У аксолотля расчленение легкого и образование альвеол идет исключительно под влиянием функции. У лягушек в дофункциональный период намечается лишь первичная фрагментация легкого. У жаб как животных, еще более приспособленных к наземной жизни, альвеолярная структура легкого развивается еще в дофункциональный период, именно у личинки жабы, которая легкими совершенно не дышит. Первоначальная фрагментация легкого происходит у жабы не под влиянием функции, а под влиянием гормона щитовидной железы, который определяет целый ряд формообразовательных процессов во время метаморфоза амфибий. В функциональный период, когда легкие наполняются воздухом, происходит дальнейшее усложнение строения легких. У рептилий и у млекопитающих наблюдается типичное «самодифференцирование» легочных структур еще в эмбриональном периоде развития. Дыхание начинается, естественно, только после рождения и ведет к дальнейшему новообразованию структур.

Таким образом, ясно видно формообразовательное значение внешних факторов, определяющих через функцию развитие структур в филогенетически молодых органах. Затем значение формообразовательного фактора переходит иногда к эндокринным и во всяком случае — к внутренним факторам развития организма. Наконец, зависимое развитие может более или менее полно уступить место «самодифференцированию», которое зависит в основном от внутренних факторов, заложенных в самой ткани зачатка.

Картина постепенной автономизации онтогенеза, т. е. замены внешних факторов развития внутренними, довольно ясна. Здесь важно отметить еще раз, что внутренние факторы развития составляются из взаимодействий различного характера, которые мы обозначали как геномные, морфогенетические и эргонтические корреляции. Наибольшее значение в эволюции имеют морфогенетические корреляции. Автономизация развития покоится на усложнении системы корреляций, и особенно на усложнении системы морфогенетических корреляций, приобретающих в процессе эволюции все более выраженный регуляторный характер. Этим достигается максимальная устойчивость органических форм, сохраняющих вместе с тем значительную пластичность, допускающую согласованное изменение частей в процессе индивидуального приспособления всего организма в целом.

Онтогенетические регуляции

Устойчивость онтогенеза, ведущего к сформированию нормальной организации, определяется в основном сложной системой взаимозависимостей, которые имеют более или менее регуляторный характер. Сущность регуляторных механизмов еще недостаточно изучена. В настоящее время можно охарактеризовать действие механизмов, обеспечивающих развитие

нормальных соотношений при уклоняющихся факторах среды лишь в самой общей форме.

Под регулированием вообще понимают действия, направленные на поддержание системы в требуемом состоянии. В частности, понятие регуляции включает поддержание заданного, необходимого или подходящего движения, его направления и скорости (например, течения, передачи энергии, химической реакции и т. п.), поддержание заданных соотношений в этом движении и поддержание стационарного состояния и соотношений, установившихся в результате движения (т. е. поддержание подвижного равновесия). Все эти явления могут быть взаимосвязаны. Способы регулирования можно разграничить соответственно устройству применяющихся при этом механизмов и средств.

В технике различают регулирующие механизмы разной сложности:

1) простое регулирование по заданной программе;

2) прямое регулирование с учетом факторов, вызывающих уклонение от программы;

3) регулирование по замкнутому циклу с обратной связью, т. е. с проверкой результатов регулирования по сравнению с заданной программой и внесением соответствующих поправок.

Последняя, высшая, форма регулирования включает и первые два механизма, т. е. программное регулирование и регулирование соответственно наличию возмущающих влияний. Цикл регуляции с обратной связью может быть соединен с другим подобным циклом, контролирующим и выправляющим работу первого. Такое регулирующее устройство называется *самонастраивающимся*.

В онтогенетических процессах можно установить наличие тех же принципов регулирования, какие применяются и в технике:

1) развитие по программе, заданной наследственным материалом, т. е. внутренними факторами развития;

2) развитие соответственно положению во внешней среде, т. е. в зависимости от внешних факторов;

3) регуляция в собственном смысле, т. е. выправление уклонений и восстановление нормальных соотношений при их нарушениях.

Последнее возможно лишь через посредство замкнутого цикла зависимостей, т. е. при наличии обратной связи между развивающейся частью и наследственной основой норм реагирования. Регулирование с обратной связью может быть сравнительно простым в пределах одной частной системы, но может достигать и большой сложности во взаимодействующих системах со взаимным контролем результатов. Формы взаимодействия могут быть также различными. Частные системы могут в своем взаимодействии оказывать стимулирующее влияние друг на друга. Это ведет к согласованному последовательному развитию этих частей (положительная обратная связь). Возможно, однако, и такое соотношение, когда одна часть оказывает на другую стимулирующее воздействие, а вторая часть на первую — задерживающее (отрицательная обратная связь). Это ведет к установлению стационарного состояния.

Большое значение для регуляции соотношений имеет также возможность противоположного воздействия на один и тот же процесс — возбуждение и торможение. В биологических системах противоположные воздействия передаются обычно по разным каналам (по различным нервам или от разных органов внутренней секреции, или во всяком случае разными физическими или химическими средствами).

В сформированном зачатке и в дифференцированном организме в целом наличие таких взаимозависимостей (построенных по типу механизмов регулирования с обратной связью) ведет к поддержанию системы на некотором уровне равновесия, т. е. к стабилизации известных соотношений.

Программное регулирование детерминировано унаследованной нормой реагирования в определенных условиях. Оно осуществляется в пределах этой нормы в некоторых модификациях, определяемых обычными уклонениями, изменениями во внешних факторах (прямое регулирование). Однако при кратковременных или необычных уклонениях во внешних факторах и даже во внутренних факторах развития (т. е. в самой программе) возможно все же нормальное формообразование вследствие наличия защитных механизмов в виде пороговых уровней нормальной реактивности тканей и запаса реагирующего материала. Реакция наступает лишь в том случае, если специфический раздражитель достигает известного минимального уровня интенсивности, и, раз начавшись, протекает до конца за счет внутренних запасов реагирующего материала. Нормальный результат обеспечивается и при известных нарушениях соотношений вследствие наличия избыточного количества реагирующих веществ. За счет последних происходит компенсация возможных дефектов. Примером такого действия физиологических механизмов может служить поддержание активной реакции крови на постоянном уровне за счет ее забуференности.

В онтогенетических системах поддержание нормального фенотипа при обычных мутациях осуществляется за счет доминирования нормы. В этом случае развитие нормы обеспечивается наличием двойной дозы данного гена в гомозиготе и блоком полигенов или комплексом модификаторов в гетерозиготе. При изменении одного гена его аллеломорф или сам по себе, или в соединении с комплексом модификаторов оказывается достаточным для осуществления нормы. Весьма надежную защиту дают полигенные системы, обладающие «запасом» в виде целой серии генов со сходным действием. В морфогенетических системах обычно даже значительно уменьшенная доза индуктора вызывает полноценную реакцию. Точно так же количество материала, способного к специфической реакции (например, линзообразования), всегда намного превышает то количество, которое используется в нормальном формообразовании. Во всех этих случаях имеется некоторый запас материала, который может компенсировать дефекты, возникающие под влиянием тех или иных нарушений, и обеспечить таким образом развитие нормы.

Компенсация достигается нередко и избыточной организацией самой формообразовательной системы. Обычно детерминация и формообразование определяются не одним каким-либо взаимодействием (индукцией), а более сложными взаимовлияниями. В механике развития некоторые такие явления известны под названиями двойного и множественного обеспечения.

Таким образом, наличие двойной дозы гена, полигенной обусловленности, наличие избытка индуцирующего и реагирующего материала, и, наконец, множественной обусловленности формообразовательных реакций — все это оказывается средствами, защищающими нормальное течение онтогенеза от возможных нарушений под влиянием изменений во внешних или внутренних факторах. Такие защитные механизмы, основанные на компенсации за счет имеющихся запасов, можно также называть регуляторными механизмами в широком смысле, так как они делают программное регулирование более надежным.

Более совершенная регуляция возможна за счет соответствующей организации формообразовательной системы, которая автоматически перестраивается при изменении какой-либо ее части.

Элементарный регуляторный механизм осуществляется в простых зачатках с полярной организацией, характеризующейся количественными различиями в определенном направлении, т. е. наличием известного градиента в распределении веществ и в интенсивности метаболизма. Дефекты материала в таких зачатках не нарушают существующего градиента, и они при общем уменьшении объема сохраняют свою целостность, обеспечивающую наступление нормальных дифференцировок на разных уровнях градиента. Более сложные формообразовательные системы составляются из нескольких таких зачатков, вступающих в контакт между собой. В этом случае гармоническое сочетание частей обеспечивается за счет их взаимодействия, определяющего детерминацию структур и дальнейший морфогенез. Небольшие сдвиги во времени наступления контакта, во времени «созревания» компонентов взаимодействующей системы и некоторые смещения в их положении не нарушают нормального течения формообразовательной реакции.

Сложные регуляторные механизмы построены в организмах всегда по типу замкнутого цикла с обратной связью. Они наблюдаются как в физиологических регуляциях, так и в морфогенетических процессах.

Можно привести много примеров физиологической регуляции. Мышечное сокращение определяется возбуждением двигательного нервного центра и контролируется рецепторами в самой мышце, от которых возбуждение передается на чувствующий, а оттуда вновь на двигательный нервный центр. Терморегуляция у млекопитающих осуществляется через посредство подобного же (хотя и более сложного) цикла. В качестве основы морфогенетической регуляции у растений можно привести общую схему: корневая система обеспечивает минеральное питание и через этот процесс определяет развитие листьев и размеры ассимилирующей их поверхности. Ассимиляция в листьях определяет рост корневой системы. В эмбриогенезе позвоночных крыша первичной кишки вызывает в месте своего контакта с эктодермой развитие нервной пластинки. Последняя определяет дифференцировку хорды и мезодермы в крыше первичной кишки. Глазной бокал вызывает на месте контакта с эктодермой образование хрусталика. Хрусталик обусловливает дифференцировку ретины во внутренней стенке глазного бокала.

Эти примеры морфогенетических регуляций показывают взаимную стимуляцию зависимых процессов, ведущую к прогрессивному развитию всей системы. Возможны, однако, и взаимодействия с обратной направленностью. Так, например, функция семенников стимулирует у петухов развитие гребня, а развитие гребня тормозит дальнейшее развитие семенников. Задержка в развитии семенников вызывает прекращение роста гребня. Если удалить гребень — усилится рост желез. Если удалить половые железы — редуцируется гребень (М. М. Завадовский). Как уже сказано, такие взаимодействия ведут к поддержанию подвижного равновесия между взаимодействующими системами (стабилизация соотношений).

К сожалению, эти системы взаимного контроля и регуляции соотношений в развивающемся организме еще недостаточно изучены. Однако не подлежит сомнению, что явления авторегуляции характерны для всех жизненных проявлений вообще, а в частности имеют большое значение и в индивидуальном развитии организмов. В процессе эволюции, с усложнением организации, меняются, усложняются и совершенствуются и регуляторные механизмы. Вместе с защитными механизмами (характера компенсации) они обеспечивают развитие нормы при наличии случайных уклонений во внешних или внутренних факторах. Обычные, небольшие колебания в факторах среды, а также малые мутации не отражаются как-либо на формообразовании (во всяком случае в существенных признаках). Индивидуальное развитие нормы приобретает максимальную устойчивость, но вместе с тем и известную приспособляемость к закономерным изменениям в факторах внешней среды.

3. ЗАРОДЫШЕВОЕ СХОДСТВО И ЭМБРИОНАЛЬНАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ

Изучение эмбриональной изменчивости показывает, что изменчивы все стадии развития. Любая мутация связана с изменениями в биохимических процессах, протекающих в тканях уже самых молодых эмбрионов. Однако подавляющее большинство тех небольших мутаций, которые действительно имеют значение в процессе прогрессивной эволюции, вызывает сдвиги в реакциях, не выходящие за пределы пороговых уровней нормального течения процессов раннего морфогенеза, т. е. на эмбриональных стадиях развития почти ничем себя не проявляют. Их действие сказывается лишь на более автономных процессах, в особенности в конце формообразования, когда реакции, связанные с развитием менее существенных признаков, не так зависимы от других морфогенетических процессов и не имеют столь выраженного регуляторного характера, как основные процессы формообразования на ранних стадиях эмбриогенеза.

Это объясняет нам более легкую изменяемость поздних стадий онтогенеза и относительную консервативность ранних стадий, что и лежит в основе зародышевого сходства не только близких, но и более отдаленных представителей животных, входящих в такие крупные их подразделения, как классы или типы, а отчасти и представителей разных типов. Таково, например, сходство спирального дробления и начальных стадий развития, включая процесс образования личиночных форм, у кольчатых червей, с одной стороны, и у большинства моллюсков — с другой. Велико сходство первых стадий развития, а также личиночных форм у различных иглокожих, с одной стороны, и у кишечнодышащих — с другой. В достаточной мере похожи первые стадии развития у щетинкочелюстных и у низших хордовых животных. Одинаково идет дифференцировка начальных стадий формообразования у различных членистоногих. Весьма схожи между собой молодые зародыши различных позвоночных животных (рис. 135). Сходно протекают у них процесс гаструляции, а также обособление не только зародышевых листков, но и большинства органов (мускульных сегментов, позвоночника, центральной нервной системы и органов чувств, выделительной системы, кишечника и др.).

Следовательно, если мы объясняем консервативность ранних стадий развития сложностью и регуляторным характером системы корреляций на этих стадиях развития, то при этом нужно подчеркнуть, что и соображения Ч. Дарвина о крупных нарушениях, вносимых в процессы онтогенеза при явном изменении ранних его стадий, полностью сохраняют свое значение.

Изменение ранних стадий приводит обычно к недоразвитию и гибели. Изменение поздних стадий может привести и к благоприятному для организма результату. Так как в филогенезе, таким образом, фактически изменяются главным образом поздние стадии развития эмбриона, а ранние стадии испытывают лишь незначительные, в общем, изменения (и то в рано автономизирующихся частях), то ранние стадии развития эмбрионов всех, например, позвоночных в общем довольно сходны. Отмеченное еще Бэром сходство ранних стадий развития эмбрионов даже далеких представителей одного типа находит, следовательно, свое объяснение в сложности системы эмбриональных корреляций, обеспечивающих нормальное формообразование при небольших мутациях и, наоборот, приводящих к полному нарушению эмбриогенеза с остановкой развития или во всяком случае с тяжелыми последствиями при более значительных мутациях.

Явления зародышевого сходства основаны, следовательно, на более легкой изменяемости поздних стадий развития по сравнению с ранними. Поздние стадии онтогенеза изменяются в процессе эволюции быстрее, чем ранние. Зародышевое сходство двух или большего числа организмов служит явным свидетельством общности их происхождения.

4. РЕКАПИТУЛЯЦИИ

Обычно не проводят четких различий между зародышевым сходством и рекапитуляциями. Между тем явления рекапитуляции гораздо сложнее. В них проявляется не просто сходство между эмбриональными формами и процессами развития различных животных, а последовательность явлений онтогенеза, отражающая историческую последовательность преобразования форм, или по меньшей мере повторение в онтогенезе процессов развития известных признаков организации, характерных для более или менее далеких предков и утраченных в процессе эволюции взрослого организма. Если зародышевое сходство характерно для ранних стадий развития, то рекапитуляции, наоборот, проявляются на поздних стадиях с гораздо большей полнотой, чем на ранних стадиях. Зародышевое сходство двух организмов указывает лишь на общность их происхождения. Между тем явления рекапитуляции дают указания на прохождение известных исторических этапов более или менее далекими предками данного организма (рис. 29, 31, 33 и 142).

Рекапитуляция предковых признаков является результатом преобладающего изменения конечных стадий формообразования, т. е. результатом эволюции посредством надставок стадий или анаболий. Анаболии представляют надстройки, связанные с установлением новых корреляций, которые прямо не могут быть включены в существующую уже у зародыша сложную систему взаимозависимостей. Новые корреляции могут быть введены лишь на тех стадиях развития, когда основные морфогенетические связи уже утратили свое значение.

Так как система морфогенетических зависимостей имеет не во всех частях и органах одинаковое значение, то эволюция частей и органов сложного организма может идти по-разному: в более автономных частях путем архаллаксисов, а в частях со сложными взаимозависимостями — путем анаболий. Следовательно, в более автономных системах явления рекапитуляции должны встречаться реже, а в системах зависимых рекапитуляция может быть тем более полной, чем сложнее эти взаимозависимости.

Эпидермис и его производные автономизируются у позвоночных очень рано. Это, конечно, не означает их полной независимости, но все же здесь зависимости не столь сложны, чтобы служить препятствием для изменений даже на ранних стадиях развития. Поэтому в этой системе возможны довольно свободные и ранние изменения. Возможны изменения самих зачатков, т. е. архаллаксисы. В таком случае, как мы знаем, нет предпосылок для повторения исторических фаз развития. И действительно, в системе эпидермиса ясные картины рекапитуляции анцестральных (предковых) состояний наблюдаются редко. Вспомним, что до сих пор морфология не решила еще вопроса о происхождении такого филогенетически недавнего образования, как волосы млекопитающих, и это именно потому, что эмбриональное развитие волоса не дает ясной опоры для суждения о его происхождении. Все же существующие гипотезы происхождения волоса построены на основе эмбриональных изменений самих зачатков. Однако различные авторы представляют себе эти изменения по-разному, а фактические данные не дают более прочного обоснования какой-либо из высказанных гипотез.

Относительно рано автономизируется у позвоночных, по-видимому, также энтодерма как замкнутая в себе система. В развитии большинства

производных кишечника мы и в самом деле не находим ясной рекапитуляции (печень, поджелудочная железа). В развитии легких у рептилий, птиц и млекопитающих сразу появляются черты, характерные для высших позвоночных (закладка непарного дыхательного пути предшествует обособлению легочных мешков, тогда как у амфибий сначала возникают парные выпячивания легких), а последовательное почкование бронхов у млекопитающих не повторяет филогенетического хода постепенного усложнения внутреннего строения легочных мешков. По этим фактам нельзя было бы восстановить истории происхождения легких у высших позвоночных, если бы на помощь не пришли сравнительно-морфологические исследования.

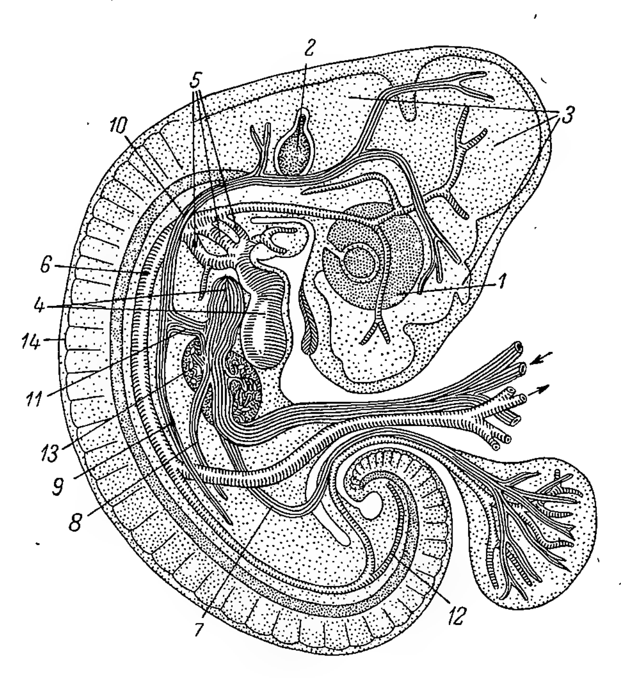


Рис. 142. Зародышевое кровообращение высшего позвоночного (зародыш цыпленка в конце 5-х суток инкубации).

1 — глаз; *2* — слуховой пузырек; *3* — мозг; *4* — сердце; *5* — артериальные дуги правой стороны тела; *6* — спинная аорта; *7* — желточная артерия; *8* — задняя полая вена; *9* — правая задняя кардинальная вена; *10* — правая передняя кардинальная вена; *11* — проток Кювье; *12* — хвостовая артерия; *13* — печень; *14* — миотомы.
Пример рекапитуляции очень древних предковых состояний в онтогенезе кровеносной системы высших позвоночных. Артериальные дуги, кардинальные вены, проток Кювье — характерные сосуды низших позвоночных.

Исключением, подтверждающим правило, является один из классических примеров рекапитуляции — развитие жаберных мешков. Однако именно в этом случае установилась весьма сложная зависимость между отдельными частями разного происхождения: между энтодермальной закладкой жаберных мешков, эктодермальной закладкой жаберных щелей и жаберных лепестков, эктомезодермальной закладкой скелета и энтомезодермальной закладкой мускулатуры. Эти зависимости усложнены еще связью с развитием артериальных дуг, жаберных сосудов и висцеральных нервов. Одним словом, здесь как раз имеется та чрезвычайно сложная взаимозависимость частей, которая, как мы признали, является необходимой предпосылкой для более полной рекапитуляции. В результате мы видим, что у высших позвоночных — у птиц и у млекопитающих, включая человека, в глоточной области зародыша развиваются жаберные мешки и щели, между которыми закладываются мезодермальные дуги с жаберными нервами и артериальными дугами (рис. 29). Позднее наступают изменения в кровообращении, развиваются легочные сосуды, и весь жаберный аппарат перестраивается, входя в значительной мере в состав гортани. Имеется явное повторение исторических фаз развития как отражение истории происхождения наземных позвоночных от дышавших жабрами водных позвоночных (рыб).

В мышечной, нервной и кровеносной системах наблюдаются вообще весьма постоянные взаимозависимости на всех стадиях развития. Большинство филогенетических изменений наступает здесь на последних

стадиях формообразования, т. е. идет посредством анаболий. В результате в эмбриональном развитии нервной системы, так же как мышечной и кровеносной, мы имеем прекрасные примеры рекапитуляции предковых состояний, известные как классические иллюстрации биогенетического закона. Укажем на закладку кардинальных вен и кювьеровых протоков у всех позвоночных, на закладку артериальных дуг и их преобразования у наземных позвоночных (рис. 142) и т. д.

Отметим также, что основные теории происхождения головы и конечностей позвоночных построены главным образом на данных эмбрионального развития мускулатуры и нервной системы и в меньшей мере — на основании особенностей развития скелета. Скелет — наиболее консервативная система взрослых животных, явившаяся основой для создания сравнительной анатомии и филогении позвоночных, — дает часто гораздо менее ясные картины рекапитуляции.

Филогенез K →

				K	
			I	*i*	
		H	*h*	h^1	
	G	*g*	g^1	g^2	
F	*f*	f^1	f^2	f^3	Онтогенез K
e	e^1	e^2	e^3	e^4	
d	*d*	d^1	d^2	d^3	
c	*c*	*c*	c^1	c^2	
b	*b*	*b*	*b*	b^1	
a	*a*	*a*	*a*	*a*	

Рис. 143. Схема, показывающая рекапитуляцию предковых дефинитивных состояний *F*, *G*, *H*, *I* в онтогенезе потомка *K* (f^3, g^2, h^1, *i*).

Признаки более далеких предков (*F*, *G*) изменены в онтогенезе потомка в большей мере (f^3, g^2), чем филогенетически более молодые признаки (*H*, *I*), которые у потомка оказываются менее измененными (h^1, *i*).

Отчетливая рекапитуляция наблюдается и в развитии выделительной системы, и в ее преобразованиях в связи с развитием половой системы. И здесь имеются тесные взаимозависимости с полостью тела, с кровеносной системой и обеих названных систем между собой. Вспомним последовательную смену головной, туловищной и тазовой почек у высших позвоночных и сохранение канальцев туловищной почки в составе половой системы. В этом выражается явное повторение филогенетических фаз развития с сохранением их исторической последовательности.

Таким образом, становится достаточно ясным, что явления рекапитуляции объясняются (как и явления зародышевого сходства) сложностью корреляций, в особенности на ранних стадиях развития, и трудностью перестройки системы взаимозависимостей между формообразовательными процессами без сопровождающегося летальными последствиями коренного нарушения самого эмбриогенеза. Так как изменения конечных стадий любого органогенеза вносят наименьшие нарушения во все другие связанные с ним формообразовательные процессы, то наибольшее значение в эволюции приобретают анаболии. Результатом же эволюции путем анаболии является рекапитуляция предковых состояний.

Указывая на значение системы коррелятивных зависимостей как основы известной устойчивости и даже консервативности эмбриональных процессов, мы не игнорируем, однако, и существования еще и несколько иной основы явления рекапитуляции. Рекапитуляция возможна и в отдельных автономных органогенезах в тех случаях, когда имеется тесная зависимость между предыдущими и последующими фазами развития, т. е. когда последующая фаза может быть осуществлена только на базе предыдущей. Так, например, рекапитуляция соединительнотканной, хрящевой и костной стадий развития скелета позвоночных есть выражение такой последовательности зависимости: хрящ может развиться только из мезенхимы, а костная ткань внутреннего скелета (первичная) формируется на основе хрящевого скелета. Последняя связь, правда, иногда разрывается (первичная кость, например, у некоторых костистых рыб может развиваться без хрящевой базы), но вообще это одна из обычных и ясных рекапитуляций в развитии позвоночных.

Мы можем еще раз отметить, что явления рекапитуляции предковых стадий основаны на преобладании надставок (анаболий) в процессе эволюции, сопровождающемся установлением новых дифференцировок. Поэтому новые признаки, а следовательно, и новые взаимозависимости (как внутренние факторы их развития) вносятся, как правило, главным образом после законченного уже формообразования. Онтогенез усложняется прибавлением новых стадий (рис. 143).

Зародышевое сходство и рекапитуляции у растений

Явления зародышевого сходства, а частью и рекапитуляции известны и у растений. Зародыши высших растений вполне сходны в пределах класса или даже за его пределами. Так, зародыш голосемянных отличается от зародыша покрытосемянных обычно лишь бо́льшим числом семядолей (от 2 до 15, в то время как покрытосемянные имеют 1 или 2 семядоли). В остальном они весьма похожи. Сходно идет в пределах класса и

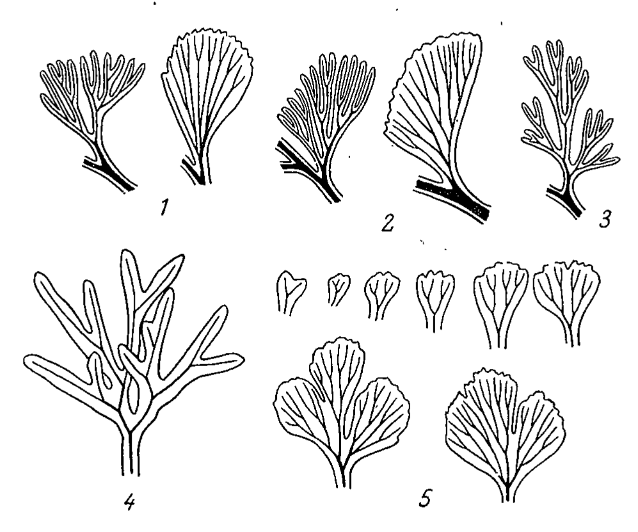


Рис. 144. Рекапитуляция у растений. (Из Циммермана).

Вверху — листья палеозойских папоротников с дихотомическим ветвлением жилок и листовой пластинки: *1* — *Archaeopteris*; *2* — *Rhacopteris*; *3* — *Sphenopteridium*.
Внизу — первичные листья современных папоротников: *4* — *Todea soperba*; *5* — *Aneimia adiantifolia*.

прорастание семян. В дальнейшем формировании молодого растеньица нередко можно установить и явления рекапитуляции предковых состояний. Так, например, образование первых листьев сопровождается у папоротникообразных типичным дихотомическим их ветвлением или дихотомическим ветвлением жилок, подобно тому как это было характерно для тела псилофитов и для листьев палеозойских папоротников во взрослом состоянии (рис. 144).

Очевидно, зародышевое сходство и такие рекапитуляции предковых состояний покоятся также на наследственной устойчивости всего механизма индивидуального развития с его сложными корреляционными взаимозависимостями. Однако у растений с их авторегуляторным, но все же зависимым типом индивидуального развития повторение предковых состояний имеет нередко совершенно иную основу. Очень часто у молодых

ксерофитных растений первые листья развиваются по типу теневых листьев. У ксерофитов, обладающих во взрослом состоянии филлокладиями или кладодиями, первые листья молодого растения развиваются нередко подобно нормальным листьям родоначальных форм (например, перистосложные листья акаций, см. рис. 112). В этих случаях предковые состояния повторяются при развитии молодого сеянца в таких же условиях известной затененности и влажности, в каких развивалась и родоначальная форма. Здесь весь механизм зависимого развития молодого растения сохраняется нетронутым.

Однако нельзя закрывать глаза на то, что отношения могут быть и диаметрально противоположными. Так, у многих амфибиотических растений (например, у стрелолиста) именно первые листья оказываются наиболее измененными — водными, а позднейшие — воздушными. Это — результат вторичного приспособления к весеннему паводку, т. е. ценогенез, а не рекапитуляция предкового состояния, так как предками этих растений были несомненно вполне наземные формы.

Мы рассматриваем явления зародышевого сходства ранних стадий развития и рекапитуляции предковых состояний в онтогенезе потомков как результат существования сложной корреляционной системы, не допускающей заметных сдвигов и разрывов без нарушения жизнеспособности организма. Рекапитуляции оказываются наиболее полными у тех животных и в тех системах органов, в которых морфогенетические зависимости достигают особо большой сложности. Поэтому лучшие примеры рекапитуляций можно найти в онтогенезе высших позвоночных, у которых система морфогенетических корреляций достигает особой сложности. Мы ставим явления рекапитуляции в тесную связь с устойчивостью системы морфогенетических корреляций как частью наследственного аппарата развития, определяющего прочное сохранение у потомков стадий развития более далеких предков. Корреляционные механизмы связывают отдельные части организма в одно целое не только на ранних стадиях развития, но и на более поздних. Они лишь выступают здесь в иной форме и их наличие не бросается так резко в глаза. Можно отметить, что наличие корреляционных систем вообще обусловливает известную устойчивость организации. Всякое значительное нарушение системы связей означает дезинтеграцию и имеет своим результатом недоразвитие или по меньшей мере снижение жизнеспособности. В процессе борьбы за существование такие особи немедленно уничтожаются. Исключением являются только те нарушения, которые задевают лишь относительно автономные части, потерявшие значение в жизни взрослого организма. Такие системы легко распадаются, органы эти недоразвиваются и полностью редуцируются. Если же такие органы автономизируются лишь на поздних стадиях развития, а на ранних находятся в более тесном взаимодействии с другими, более существенными частями организма, то они сохраняются в онтогенезе как провизорные пережитки исторического прошлого. В этом случае наблюдается рекапитуляция уже утраченных взрослым организмом предковых состояний. Таким образом, проблема рекапитуляции связывается с вопросами о путях редукции органов и о значении рудиментов.

5. РЕДУКЦИЯ ОРГАНОВ

Части рудиментарные, по всеобщему признанию, крайне изменчивы. . . их изменчивость, по-видимому, является результатом их бесполезности, вследствие чего естественный отбор не мог препятствовать появлению уклонений в их строении.

Ч. Дарвин.

Проблема редукции органов давно привлекала внимание эволюционистов. Само существование рудиментарных органов является одним из наиболее убедительных доказательств эволюции. Рудиментарные органы нередко дают ясные указания на происхождение данной формы от других организмов, у которых эти органы вполне развиты. Очень часто они сохраняются лишь в виде зачатка у зародыша. Такие провизорные рудименты служат особенно наглядной иллюстрацией явления рекапитуляции предковых состояний в онтогенезе далеких потомков.

Несмотря на большое значение явлений редукции органов для эволюционной теории, они, однако, еще далеко не достаточно освещены с дарвинистических позиций. Как в разработке многих других эволюционных проблем, так и в данной проблеме наиболее правильны были позиции самого Ч. Дарвина. Позднейшие авторы не внесли ничего принципиально нового в понимание редукции органов, но обычно высказывали гораздо более ограниченные, нередко крайне односторонние взгляды.

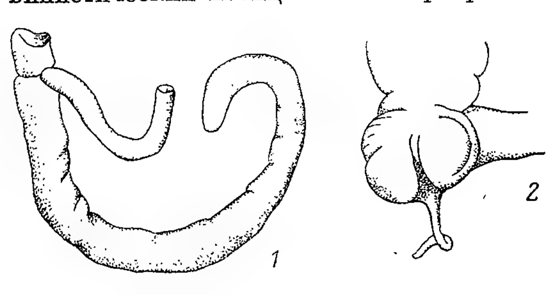


Рис. 145. Пример редукции органа, утратившего свое функциональное значение.

Слепая кишка: 1 — травоядного млекопитающего, 2 — человека.

Конечно, в некоторых случаях орган, утративший свое значение при изменении жизненной обстановки, становится для его обладателя прямо вредным. В этом случае отрицательное направление естественного отбора должно очень быстро привести к редукции и даже к полному исчезновению данного органа. Мы знаем, что мутации, связанные с известными дефектами организации, весьма обычны. Если такие мутации приобретают некоторое преимущество в борьбе за существование, то их накопление (при элиминации прежней нормы) может весьма быстро уничтожить известный орган. Таким образом при интенсивной элиминации летающих особей исчезли крылья у насекомых океанических островов (рис. 68).

Несомненно, однако, что такого рода отрицательный отбор признака, ставшего в новых условиях вредным, представляет исключительно редкое явление. В огромном большинстве случаев орган, теряющий свое значение, тем самым уже обречен на редукцию, совершенно независимо от его вредности или безвредности в новой обстановке (рис. 145).

В некоторых случаях регресс одного органа связан с прогрессом другого, функционально или лишь биологически его замещающего (явления субституции). Редукция конечностей у змееобразных амфибий и ящериц, а также у предков змей обусловлена переходом к иному способу передвижения — путем боковых извивов удлиненного тела. Редукция волосяного покрова у водных млекопитающих связана с прогрессивным развитием слоя подкожного жира. Редукция боковых пальцев копытных органически связана с прогрессивным развитием средних пальцев.

Однако мы должны пресечь здесь возможность соблазна упрощенного истолкования этих связей по типу «заимствования материала», «компенсации» и т. п. В онтогенезе такие факты заимствования хорошо известны, однако они не могут быть истолкованы как причины редукции органов. Сент-Илер (а еще гораздо раньше Аристотель) развивал на таких фактах свою теорию уравновешивания или компенсации роста, которая подверглась правильной критике Ч. Дарвина.

Для нас наиболее интересны факты обычной редукции органов, потерявших свое прежнее значение для организма, ставших в новой обстановке бесполезными, т. е. не приобретших с утратой основной функции каких-либо иных, хотя бы малозаметных функций, но вместе с тем ни прямо, ни косвенно не вредных для организма.

Редукция органов сопровождается некоторыми характерными их изменениями. Прежде всего бросаются в глаза уменьшение размеров органа и некоторая неполнота дифференцировки. Это может быть прямым следствием неупотребления органа, так как мы знаем, что выпадение функции ведет довольно часто к недоразвитию. Не менее характерной особенностью рудиментарных органов является их повышенная изменчивость, что подчеркивалось уже давно многими авторами. Повышенная изменчивость оказывается прямым следствием того, что орган, потерявший значение, не служит точкой приложения естественного отбора. Нормально все особи с дефектами в строении и функциях того или иного органа элиминируются. Если же орган потерял свою функцию, то такая элиминация в отношении изменений данного органа прекращается. При отсутствии отбора (по данному органу) происходит беспорядочное накопление мутаций, касающихся строения (и функций) ненужного более органа.

Если учитывать морфогенетическое значение взаимозависимостей различных частей, то сразу становится понятно, что всякое нарушение этих взаимозависимостей при преодолении границ забуференности (защитного механизма) должно привести к недоразвитию органа. Чаще всего встречаются сдвиги во времени, т. е. ускорение или замедление отдельных формообразовательных реакций. Если эти сдвиги выходят за пределы пороговых уровней, допускаемых данной корреляционной системой, то нормальное взаимодействие компонентов выпадает. Вследствие этого нарушаются и дальнейшие взаимозависимости, определяющие нормальное развитие данной части. Нарушение нормальных связей ведет к прекращению дифференцировки, определяемой этими связями. Это можно пояснить на примере обычной индукционной системы, детерминирующей закладку или дальнейшую дифференцировку органа. Для того чтобы в результате контакта между обоими компонентами такой системы (между индуктором и реагирующей тканью) наступила формообразовательная реакция, необходимы известный уровень дифференцировки индуктора и определенная зрелость реагирующей ткани, ее готовность к реакции (компетенция).

Если реагирующая ткань созреет раньше, чем индуктор достиг известной степени дифференцировки, или раньше, чем между ними установится контакт, то реагирующая ткань может ко времени контакта утерять способность к данной реакции, и тогда последняя не произойдет. Точно так же не произойдет реакции и в обратном случае, если реагирующая ткань запаздывает в своем созревании и ко времени установления контакта еще не способна реагировать, а индуктор уже теряет способность к индукции. Все это делает понятным, почему мутации, суть которых обычно сводится к простым сдвигам во времени осуществления некоторых реакций, так часто обнаруживаются в недоразвитии известных признаков или органов, а также в их более или менее полном выпадении. При беспорядочном накоплении мутаций, проявляющихся в изменении какого-либо органа, происходит глубочайшее нарушение процессов его развития, и это нарушение всегда приводит к недоразвитию. При значительных расхождениях во времени дифференцировки основного индуктора и вре-

мени созревания связанных с ним реагирующих тканей закладка и даже детерминация органа совсем не осуществляются. Тогда рудиментарный орган исчезает бесследно.

Таким образом, при отсутствии естественного отбора по органу, утратившему значение, или, точнее, при отсутствии элиминации особей с нарушениями строения и функций переставшего быть полезным органа, происходит непрерывное и притом беспорядочное накопление мутаций, нарушающих строение такого органа. В результате недоразвитие органа должно неуклонно углубляться и привести к быстрой его редукции или даже к полному его исчезновению. Последнее, однако, задерживается или полностью предотвращается на ранних стадиях онтогенеза в случае существования коррелятивных связей, имеющих значение для нормального развития других органов. В этих случаях зачаток органа или более или менее значительный его рудимент могут сохраниться на долгое время в цепи формообразовательных процессов зародыша.

Конкретный ход редукции органов находится в полном согласии с изложенными здесь теоретическими представлениями. Прежде всего редукция всегда сопровождается уменьшением размера органа и упрощением его развития. Гистологическая дифференцировка также не доходит до конца. Она останавливается на более или менее ранних эмбриональных стадиях развития. Иногда, кроме того, происходит инволюция, т. е. на поздних стадиях начинается обратное развитие органа. Нередко также запаздывает закладка органа.

Так, например, глаза роющих и пещерных животных прежде всего уменьшаются в размерах. У роющих полевок глаза уменьшены. У слепышей и у крота веки не раскрываются, так что редуцированные глаза прикрыты кожей и не функционируют. У сумчатого крота глаз совсем нет. У роющих змей глаза малы и в семействе *Typhlopidae* полностью скрыты под кожей; строение глаза упрощено. У пещерного протея глаза малы и скрыты под кожей. Строение их имеет эмбриональный характер во всех отношениях. В сущности— это результат остановки развития на стадии глазного бокала, причем хрусталик даже не образуется (рис. 28). Известны и многие иные факты редукции глаз у рыб и других позвоночных; при этом всегда наблюдается уменьшение размеров глаз, увеличение изменчивости, замедление и остановка в развитии как наиболее общие признаки редукции.

Недоразвитие редуцирующегося органа идет в определенной последовательности: прежде всего выпадают конечные стадии онтогенеза. Последовательность исторического выпадения частей органа при его редукции является обратной последовательности нормального развития этих частей в онтогенезе. Так, при редукции конечностей раньше всего выпадает закладка дистальных частей (фаланг), и притом тех пальцев (1-го и 5-го), которые нормально закладываются позже других (рис. 146). Дольше всего сохраняются в качестве рудиментов проксимальные части скелета (бедро, плечо), а из пальцев — тот, который нормально развивается раньше других (у рептилий — четвертый палец). И в этой последовательности редукции частей органа явно проявляются, следовательно, черты типичного недоразвития органа.

Во всяком случае процесс рудиментации полностью объясняется распадом корреляционных связей данного органа при беспорядочном накоплении мутаций, затрагивающих развитие этого органа. Уже выпадение функции может объяснить некоторое недоразвитие органа, так как последние этапы формообразования нередко обусловлены функцией органа. Однако нарушение нормальных эргонтических и морфогенетических корреляций вследствие беспорядочного накопления мутаций тем более должно привести к недоразвитию органа, и именно к выпадению последних стадий онтогенеза. Сдвиги во времени дифференцировки элементов корреляционной (следовательно, и индукционной) системы, например, запоздание в образовании реагирующего материала, ведут тем самым к недоразвитию, т. е. к уменьшению размеров самой закладки. С другой стороны, уменьшение массы закладки может привести в свою очередь к замедлению и неполноте дифференцировки, как это видно по многим экспериментальным данным.

Кроме описанного способа редукции посредством рудиментации органа, А. Н. Северцов различает еще редукцию посредством афанизии, под которой он понимает бесследное исчезновение органа вследствие его обратного развития (инволюции) после, казалось бы, нормальной закладки. Примером ясной афанизии может послужить редукция туловищной мускулатуры у черепах (что у них связано с развитием неподвижного панциря). Ранние стадии развития этой мускулатуры протекают совершенно нормально, позднее же она подвергается полной резорбции.

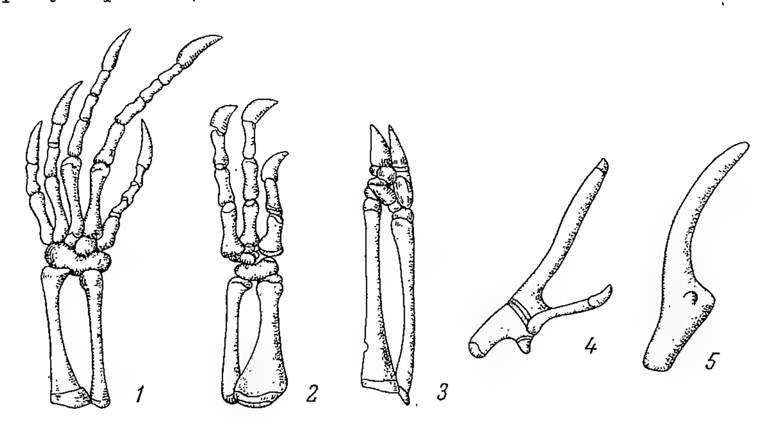


Рис. 146. Рудиментация скелета задних конечностей у змееподобных ящериц. (По А. Н. Северцову).

Конечности: *1* — *Eumeces schneideri*, *2* — *Seps tridactylus*, *3* — *Ophiodes striatus*; *4* — тазовый пояс и рудимент конечности (бедра и четвертого пальца) *Ophisaurus apus*; *5* — тазовый пояс *Anguis fragilis* с рудиментом конечности в виде бугорка.

В случаях редукции путем афанизии закладка органа входит, вероятно, в качестве необходимого звена в одну из корреляционных систем, от которых зависит нормальное развитие других органов, сохранивших жизненно важное значение. Более поздние стадии зависимого развития органа оказываются, однако, дезорганизованными вследствие нарушения нормальных корреляций. В случае мышечной системы (как в приведенном выше примере редукции туловищной мускулатуры у черепах) решающее значение имеет, очевидно, нарушение нормальных связей с нервной системой. Мы знаем, что в некоторых случаях, и в частности в случае мышечной системы, функциональные связи с нервной системой имеют большое значение именно на более поздних стадиях развития. Прекращение таких связей неизменно ведет к вторичной дегенерации. Это касается, однако, не только мышечной системы. Факты такого же рода известны и для органов чувств, и притом не только для чувствующего эпителия, но и для частей вспомогательного аппарата. Известны даже мутации, при которых какой-либо дефект развивается, как и при афанизии, путем вторичной дегенерации.

Из этого сопоставления довольно ясно видно, что редукция органов происходит вследствие нарушения сначала эргонтических (прекращение функциональных связей), а затем и морфогенетических корреляций,

определяющих нормальное развитие органа. Эти нарушения вызываются беспорядочным накоплением мутаций. Во всяком случае редукция не есть результат выпадения каких-либо специальных генов, обусловливающих образование данного органа или его признаков.

Естественный отбор является основным творческим и интегрирующим фактором эволюции; стабилизирующая форма отбора особенно ответственна за создание аппарата индивидуального развития. Прекращение отбора (т. е. прекращение элиминации дефектов) в отношении известного органа приводит, наоборот, к дезинтеграции, к распаду корреляционных систем, определяющих развитие этого органа, так как в этом случае ничто не противодействует разрушающему влиянию мутационного процесса в отношении бесполезного органа.

6. АТАВИЗМ

Выше было показано, что редукция органов определяется беспорядочным накоплением мутаций, из которых каждая связана со сдвигом во времени наступления определенных реакций. В некоторых случаях редукция оказывается результатом такого сдвига в отношении лишь одной основной корреляционной системы, определяющей закладку данного органа. Большинство внутренних факторов развития редуцированного органа может сохраниться мало измененным. В таком случае можно думать, что при некоторых новых смещениях в скоростях дифференцировки могли бы восстановиться и прежние соотношения в корреляционных системах. Это привело бы к частичному возрождению утерянного органа, что следовало бы рассматривать как случай атавизма.

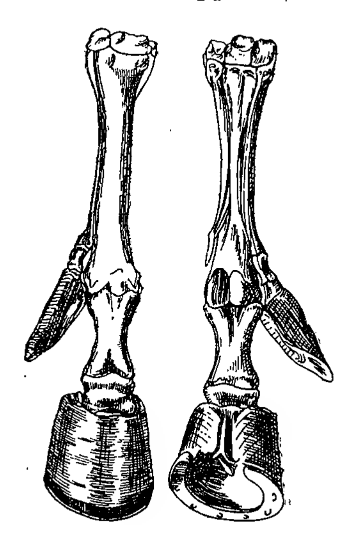


Рис. 147. Атавизм трехпалости у современной лошади. (Из Абеля).

Под названием атавизма описывались явления различного порядка. Ч. Дарвин понимал под атавизмом всякое сходство детей не с родителями, а с предками, хотя бы и отдаленными от них бесчисленным рядом поколений и необозримыми пространствами времени. В настоящее время необходимо отсюда полностью исключить обычные случаи восстановления известного признака на протяжении немногих поколений. Известно, что в результате скрещивания гетерозиготных по рецессивным признакам особей постоянно выщепляются гомозиготные особи с полным выражением признака, бывшего у их гетерозиготных предков в скрытом состоянии. Это не может считаться атавизмом. Кроме того, из понятия атавизма, конечно, исключаются случаи систематического повторения в онтогенезе состояний, унаследованных от далеких предков в порядке рекапитуляций.

Следует различать две основные формы атавизма:

1) гибридный атавизм, возникающий при гибридизации разновидностей (подвидов, форм) и видов;

2) спонтанный атавизм, возникающий без предварительного скрещивания особей разных форм, в результате каких-то точнее обычно неизвестных влияний на процессы индивидуального развития.

Первая форма атавизма представляет явления возврата к предковым формам вследствие восстановления сходного комплекса генов хотя бы только в гетерозиготном состоянии. Таковы явления возврата дикой

окраски у гибридов различных домашних рас кроликов, мышей, кошек и т. д. или возникновение поперечных полос на ногах гибридов различных видов лошади и т. п. Сюда же относятся и классические дарвиновские примеры восстановления окраски дикого голубя у гибридов различных пород домашнего голубя. Механизм возникновения этих атавизмов совершенно ясен и не является в настоящее время предметом дискуссии.

Особого внимания заслуживают, однако, спонтанные атавизмы. Эти атавизмы в большинстве случаев покоятся на мутации, но их ни в коем случае не следует представлять себе как результаты обратных мутаций или восстановления «прежних» генов. О возврате к исходному генотипу как к пройденному уже этапу исторического развития вообще не может быть речи ни в одном конкретном случае.

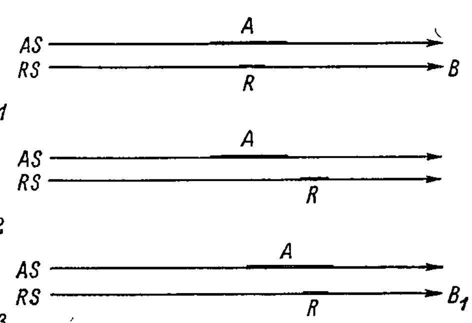


Рис. 148. Атавистическая регенерация при замедлении развития.

Схема, показывающая возможность атавизма в результате мутации или при регенерации. *1* — развитие органа у предка; *AS* — активирующая система; *RS* — реагирующая система. *2* — редукция органа у потомка вследствие запоздания развития реагирующей ткани *R*; *3* — атавизм у потомка в результате нового запоздания в развитии активатора (индуктора) *A*. *B*, B_1 — возникающие органы.

Прежде всего следует отметить, что различными авторами описывалось огромное число весьма сомнительных атавизмов. Во многих случаях, когда данный орган вследствие задержки в развитии оказывается упрощенным, он, конечно, до известной степени напоминает менее дифференцированный орган более далекого предка. Было бы крайне неосторожно видеть во всех таких случаях атавизмы.

Однако в тех случаях, когда известный орган подвергался редукции в процессе эволюции организма, причем его строение упрощалось, а известные структуры исчезали, новое восстановление подобных структур, т. е. внезапное усложнение развития и строения органа, приводящее к установлению сходства с более далеким предком, составляет бесспорно весьма серьезную биологическую проблему. Такие случаи действительно весьма редки, но все же иногда наблюдались. Таковы, например, некоторые случаи развития боковых пальцев на ногах у лошади (рис. 147). Иногда при этом получается довольно типичная трехпалость, напоминающая строение ноги ископаемого гиппариона.

Нередко описывалась также атавистическая регенерация. Обычно здесь дело лишь в упрощении формообразования при регенерации (например, регенерация упрощенных чешуй на хвосте у ящериц), благодаря чему приобретается сходство с более примитивными состояниями. Однако иногда, по-видимому, и при регенерации можно говорить о настоящем возврате к состоянию, сходному (конечно, никогда не идентичному) с предковым. Так, после обламывания клешни у речного рака *Astacus fluviatilis* регенерирует клешня иной формы, весьма сходная с клешней западноевропейского рака (*A. leptodactylus*), который считается исходной формой для восточного вида.

Явления настоящего атавизма объясняются, конечно, не восстановлением утраченных генов, что, очевидно, совершенно невозможно, а частичным восстановлением нарушенных соотношений в корреляционной системе, определяющих развитие данного органа. Сказанное может быть пояснено прилагаемой графической схемой (рис. 148).

Схема показывает утерю органа B, т. е. полную его редукцию в процессе эволюции и возможность атавистической регенерации (или спонтанной мутации), при которой заново возникает подобная структура, обозначаемая B_1. На первой части схемы изображено взаимодействие активатора (A) и реагирующей ткани (R), ведущее у предка к закладке и развитию органа B. Вторая часть схемы показывает расстройство индукционной системы вследствие запоздания в развитии реагирующей ткани, которая приобретает способность реагировать лишь после того, как активатор утратил свою активность. Это расхождение в созревании компонентов корреляционной пары привело к полной редукции, т. е. исчезновению органа B. В третьей части схемы представлена возможность атавистической регенерации в случае запоздания в развитии активатора, когда вновь получается совпадение во времени активности индуктора (A) со способностью к реакции, т. е. зрелостью реагирующей ткани (R). Предположение о замедлении процесса развития реагирующей ткани при редукции органа не противоречит фактам. Наоборот, такая задержка как раз весьма характерна для явлений редукции. Точно так же и предположение о замедлении процесса развития активатора при регенерации хорошо согласуется с фактами: мы знаем, что при регенерации процессы гистогенеза регенерата нередко сильно запаздывают по сравнению с процессами обычного роста органа.

Таким образом, учет существования корреляционной системы, лежащей в основе процессов индивидуального развития, т. е. учет взаимосвязанности формообразовательных процессов, позволяет нам найти вполне рациональное, материалистическое объяснение как явлениям зародышевого сходства и рекапитуляции, так и процессам редукции органов и функций, потерявших свое значение. Наконец, это же понимание взаимозависимости процессов онтогенеза позволило пролить свет и на довольно трудно объяснимые случаи настоящего атавизма, т. е. спонтанного возврата к давно исчезнувшим состояниям далеких предков.

ГЛАВА VIII

ПРОБЛЕМА ВНЕШНИХ И ВНУТРЕННИХ ФАКТОРОВ В РАЗВИТИИ ОРГАНИЗМА

... должно различать два фактора: природу организма и природу условий.

Ч. Дарвин.

1. ИСТОРИЯ ВОПРОСА

В представлениях первых эволюционистов доминирующая роль в процессе эволюции приписывалась влиянию неорганических факторов внешней среды. Иногда предполагалось прямое влияние климата (Бюффон) или вообще физических факторов среды (Сент-Илер). В других случаях принималось косвенное влияние через изменение потребностей и привычек животного или во всяком случае (для растений) влияние изменения внешних факторов через изменение в основных физиологических процессах организма (Ламарк). У механоламаркистов последарвиновского периода такие представления приобрели более определенные формы эктогенеза. Согласно взглядам эктогенетиков, изменения среды действительно играют руководящую роль в процессе эволюции. Специфика изменений организма определяется в значительной мере факторами среды. Эти изменения адекватны, т. е. вполне соответствуют требованиям среды.

В теории Ламарка имелась, однако, и другая сторона. Ламарк предполагал, что прогрессивное усложнение организации, т. е. совершенствование организмов, происходит независимо от факторов внешней среды в силу некоторого общего закона природы. «Градация» организмов определяется внутренними факторами, заложенными в органической природе. В той или иной форме эти внутренние факторы выплывают и у неоламаркистов, говорящих о законах филогенетического роста (Коп, Эймер) и направленного развития (W. Haacke, Эймер, Бойрлен и др.). Внутренние факторы развития имеют решающее значение и у психоламаркистов, и у виталистов (включая современных холистов и другие идеалистические направления). Во всех этих случаях предполагается существование точнее непознаваемого фактора, определяющего целесообразно направленное развитие органических форм.

Однако еще в «Происхождении видов» Дарвина было дано совершенно ясное разрешение проблемы внешних и внутренних факторов эволюции. По Дарвину, источником изменений являются не внешние и не внутренние факторы сами по себе, а их взаимодействие, при котором специфика результата взаимодействия, т. е. характер изменения организма, зависит главным образом от индивидуальных особенностей каждой данной особи.

Проблема внешних и внутренних факторов развития не исчерпывается, однако, вопросом об источниках изменчивости (см. гл. II). Эволюционисты-метафизики последарвиновского периода рассматривали и до сих пор рассматривают естественный отбор как фактор внешний по отношению к самому организму. Сравнение с решетом, производящим отсев подходя-

щего материала, отнюдь не случайность — оно отражает непонимание роли естественного отбора как неоламаркистами, так и неодарвинистами. Они не могут уяснить себе творческой роли отбора и видят в нем лишь внешний фактор, уничтожающий негодные формы. В действительности естественный отбор имеет определенное направление, диктуемое борьбой за существование, т. е. конкретными соотношениями между организмом и внешней средой (включающей не только другие виды), но и другие особи данного вида) в данном месте и в данное время. Более того, процесс отбора оказывает непосредственное влияние на саму изменчивость и руководит преобразованием каждого отдельного изменения (мутации). Естественный отбор оказывается действительно творческим фактором эволюции (гл. III, 3). И в этом случае, следовательно, руководящую роль играют не внешние факторы сами по себе, а взаимодействие этих внешних факторов с внутренними. Направление естественного отбора определяется взаимодействием организма с факторами внешней среды (через его функциональную деятельность). Этот вопрос был выше уже рассмотрен (гл. III и IV), однако и он не исчерпывает всей проблемы.

Взаимодействие внешних и внутренних факторов определяет также ход индивидуального развития организма, а через это и осуществление конкретной организации особи. Это последнее далеко не безразлично и для процесса дальнейшей эволюции (см. гл. II, 3). Во взаимодействии внешних и внутренних факторов разрешаются и некоторые закономерности в эволюции организмов различного происхождения, известные как явления дивергенции, конвергенции и параллелизма. Это в свою очередь связано с дискуссионным вопросом о значении монофилии и полифилии в эволюции систематических групп организмов. Наконец, поскольку взаимодействие между внутренними и внешними факторами осуществляется через функции организма, возникает большая проблема о характере взаимоотношений между формой и функцией.

Эти вопросы имеют уже свою историю. В явлениях конвергенции пытались видеть доказательство направляющего влияния среды, забывая о том, что в силу наследственных различий разных организмов эта конвергенция никогда не бывает глубокой. В явлениях параллелизмов видели доказательство значения внутренних факторов эволюции, забывая о значении сходства в положении этих организмов во внешней среде. Точно так же и во взаимоотношениях между формой и функцией метафизическая мысль обнаруживает непрерывное шатание между принятием примата формы и примата функции. По Кювье (как и ранее у Аристотеля), функция определяет строение органа, поскольку орган создан для известных отправлений (с этой телеологической установкой мы познакомились в гл. I). Задача исследователя состоит во вскрытии функционального значения органов. Этим самым якобы объясняется и его строение. По современнику Кювье Сент-Илеру, наоборот, строение органа определяет его функцию и изменения последней зависят от изменений в строении органа. Задачей исследователя является в этом случае изучение строения органов. Функция органа выясняется вместе с познанием его структуры. Морфологическое сходство объясняется единством плана. Видоизменения этого плана зависят от изменений в окружающей среде, причем последняя чисто физически меняет строение организма и его органов. При таком взгляде природа, в сущности, не создает ничего нового, а только преобразует уже существующее. Сравнение различных организмов позволяет выделить общее, сходное, типичное. В результате создается представление об исходном, обобщенном, идеальном типе, в который включаются все органы, все возможности. Освобожденная от изучения функции «чистая» морфология оперирует, таким образом, с преобразованиями отвлеченных «идеальных» форм. Таким путем возникла идеалистическая морфология, которая достигла особого расцвета в Германии начала прошлого века. Однако даже с восторжествованием эволюционной теории (благодаря трудам Ч. Дарвина) идеалистическая морфология не исчезла, и ее пережитки сохранились, а частью даже возродились в последнее время.

Все же, в особенности благодаря Геккелю и Гегенбауру, к последней четверти прошлого века морфология достигла высшего расцвета в виде филогенетической морфологии.

Роль функции в процессе эволюции была блестяще освещена Ч. Дарвином в его разборе способов перехода организмов из одних условий существования в другие. Строение органов рассматривается при этом в связи с функцией в их взаимной обусловленности.

В согласии с дарвиновским пониманием роли функции в эволюции стоит разработка А. Дорном принципа смены функций и затем дальнейшая разработка А. Н. Северцовым основных принципов филогенетического преобразования органов.

2. ОРГАНИЗМ И СРЕДА В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Дарвиновский принцип естественного отбора основан на сложнейшем неразрывном взаимодействии внешних и внутренних факторов. Организм и среда совместно определяют эволюционный процесс. Первый толчок для преобразования организма дает, быть может, нередко изменение среды, однако специфика ответной реакции зависит в значительной мере от организма. Переживание особи данного вида в борьбе за существование определяется всегда конкретно установившимися взаимоотношениями между организмом и средой. Изменение среды в известном направлении неизбежно влечет за собой неуклонное (т. е. направленное через процесс естественного отбора) изменение организма. Характер этого изменения всегда различен для разных организмов, и в этом можно видеть значение унаследованной структуры. С другой стороны, нужно, однако, помнить, что для несходных организмов среда никогда не может быть одинаковой, так как разные организмы занимают в ней различное положение, т. е. сами относятся к ней по-иному. Поэтому определенное изменение среды, вызывая для разных организмов различное изменение соотношений, оказывает (через естественный отбор) различное влияние на направление эволюционного процесса. Во всем этом проявляется столь неразрывная связь между организмом и средой, что говорить о детерминирующем значении внутренних (автогенез) или внешних (эктогенез) факторов совершенно не приходится. Направление процесса эволюции определяется исключительно взаимодействием внутренних и внешних факторов. Движущим принципом исторического развития организмов является естественный отбор, определяемый борьбой за существование в конкретных соотношениях между организмом и средой (включающей другие организмы, а также и другие особи того же вида). Значение этих соотношений выступает совершенно ясно при рассмотрении способов перехода организмов из одной среды в другую, неизбежно сопровождающегося сменой функций и выработкой новых приспособительных норм.

Эта проблема во всем ее многообразии была впервые поднята Ч. Дарвином. Он приводит целый ряд примеров, показывающих возможность такого перехода из одной среды в другую, перехода, связанного с постепенным возникновением новых приспособлений и органов. В частности, излагаются факты, показывающие постепенное возникновение летательной перепонки (рис. 149, 159) у млекопитающих. Подчеркивается взаимозависимость между изменением инстинктов и привычек, с одной стороны,

и строения органов — с другой. В некоторых случаях отмечается изменение привычек при едва еще уловимых изменениях в строении. «У нас в Англии большая синица (*Parus major*) порою лазит по ветвям, почти как поползень, то, подобно сорокопуту, убивает маленьких птиц ударами клюва по голове, и я не раз видел и слышал, как она разбивала семена тисса, ударяя ими по ветвям, как поползень». Дарвин указывает также



Рис. 149. Кожные складки на руках и по бокам тела у обезьяны *Pithecia satanas* как зачаточный орган планирования. (Из Гааке).

на пример дятлов, переходящих от лазанья по стволам и питания насекомыми, извлекаемыми из коры деревьев, к хождению по земле и к питанию насекомыми на лету или даже к питанию плодами.

Однако обычно изменения привычек и изменение строения идут параллельно. Глубокое изменение строения и функций органа облегчается его малой специализацией, когда один орган может выполнять несколько разных функций. В этом случае смена функций органов облегчает организму переход из одной среды в другую.

3. ПРИНЦИП СМЕНЫ ФУНКЦИЙ

> ...орган, построенный первоначально для одной функции, а именно для поддержания плавающего тела, может быть приспособлен для совершенно иной функции, именно для дыхания.
>
> Ч. Дарвин.

Ч. Дарвин ссылается на примеры органов, выполняющих у низших животных одновременно совершенно различные функции. «В таких случаях естественный отбор, если бы это было выгодно, мог бы специализировать целый орган или часть органа, выполнявшего раньше две функции, только на одной какой-нибудь функции и, таким образом, нечувствительными ступенями глубоко изменил бы его характер». Эти соображения Дарвина о значении смены функции были затем разработаны Дорном.

Известно, что основным принципом развития органических форм является принцип дифференциации, основанной на разделении труда. Дифференциация представляет разделение однородного на обособленные части, которые в силу различного положения, различных связей и, следовательно, различных функций приобретают и разное строение. Каждая часть получает лишь некоторые из прежних функций нерасчлененного целого. Однако почти никогда не приходится говорить об одной только функции известной части. Даже специализированные органы высших животных несут многие функции, хотя при этом более или менее заметно выделяется одна основная. Таким образом, почти каждый орган несет, кроме характерной для него главной функции, еще ряд второстепенных. Этим самым даются широкие возможности преобразования органов, как это было показано Дорном (принцип смены функций), а в дальнейшем А. Н. Северцовым (принципы филогенетических преобразований органов). В настоящее время различают следующие наиболее типичные формы таких изменений органов.

С м е н а ф у н к ц и й. При изменении условий существования главная функция может терять значение, а какая-либо из второстепенных функций — приобрести значение главной. Происходящая таким образом смена функций сопровождается и соответственным изменением строения органа. Так, например, в желудке позвоночного происходит, с одной стороны, химическая переработка пищи с помощью желудочного сока, но, с другой стороны, также и механическая ее обработка. У птиц произошла дифференцировка, т. е. разделение желудка на два отдела: в одном из них сохраняется прежняя главная функция (железистый желудок), в другом происходит смена — главной функцией становится механическая обработка пищи (мускульный желудок). Дифференцировка конечностей рака также дает примеры такой смены функций (рис. 150). Первоначально главная функция этих конечностей была плавательная, а второстепенные функции — ходильная, хватательная и даже дыхательная. В процессе эволюции головные и передние грудные конечности десятиногих раков стали хватательными и жевательными, задние грудные — ходильными, брюшные, оставшись плавательными, служат и для вынашивания икры, и для поддержания тока свежей воды в органах дыхания. Конечности млекопитающих служат в основном для хождения по земле, и это их главная функция. Но, кроме того, эти конечности могут служить также для скаканья, лазанья, рытья земли, плавания, хватания, защиты и даже для нападения. Такая мало специализированная конечность очень пластична, т. е. легко может быть изменена в зависимости от условий среды. При изменении условий местообитания любая из второстепенных функций может стать на место главной. Даже крыло птицы — весьма специализированный орган летания — может изменить свою функцию, как это видно на примере пингвина, у которого оно преобразовалось в орган плавания (рис. 151).

Много примеров смены функций можно привести, конечно, и для растений, у которых значительно меньшая специализация большинства органов с легкостью допускает такую смену. Можно сослаться на образование венчика и плодолистиков из листьев и на образование вторичных листьев — филлодиев и филлокладиев из черешков и стеблей. Последнее оказалось возможным лишь потому, что поверхностные ткани черешков и зеленых стеблей несут второстепенную для них функцию ассимиляции углерода. Такая же картина смены функции, с поднятием второстепенной функции на уровень главной, имеется в образовании клубней и луковиц у растений, в развитии мясистых ягод и плодов и т. п.

Р а с ш и р е н и е ф у н к ц и й сопровождает нередко прогрессивное развитие, т. е. дифференцирование органа, который по мере своего расчленения приобретает некоторые новые функции. Так, например, парные плавники рыб, возникшие как пассивные планирующие органы,

вызывающие лишь полезное при известных условиях сопротивление воды (используемое для поддержания тела в воде на известном уровне), с приобретением специальной мускулатуры и прогрессивным расчленением

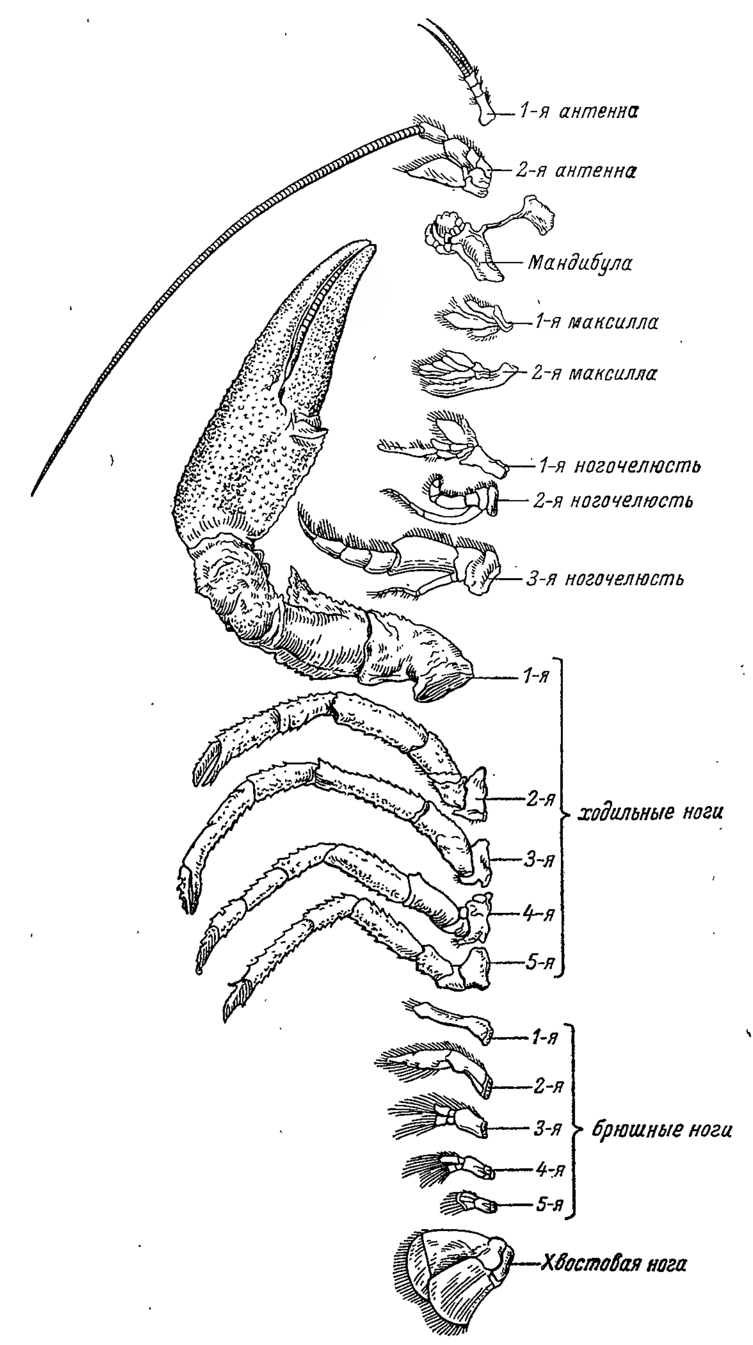


Рис. 150. Дифференциация конечностей речного рака, связанная с разделением и сменой функций.

становятся в основном активными рулями глубины, а кроме того, еще и органами, поддерживающими равновесие, органами плавания, а у донных рыб иногда еще и органами опоры и движения по дну водоема.

У растений увеличение поверхности оболочек семян приводит к образованию выростов, получающих новую функцию летучек при распространении семян ветром. У ксерофитных растений ткани стеблей или листьев могут получить добавочное значение резервуаров для запаса воды (кактусы, агавы, алоэ, толстянковые).

Сужение функций (Северцов), или уменьшение числа функций, — принцип, противоположный предыдущему. Таковы, например, преобразования конечностей копытных, которые по мере специализации в направлении более совершенного выполнения основной функции теряют второстепенные функции. Специализация связана, следовательно, с решающим преобладанием главной функции, а вместе с тем и с утерей пластичности и ограничением возможности дальнейших преобразований (конечность лошади, крыло летучей мыши, ласт кита).

Усиление функций (интенсификация функций Северцова) связано с прогрессивным развитием органа и с увеличением его размеров, с его большей концентрацией (например, прогрессивное развитие конечностей млекопитающих или их головного мозга).

Активизация функций (Северцов) — преобразование пассивных органов в активные, например развитие подвижных плавников рыб из малоподвижных кожных складок, развитие подвижного ядовитого зуба у змей, выдвигаемых когтей у кошек, подвижного таза лягушек и т. п.

Рис. 151. Крыло пингвина (1), приобретшее общее сходство с плавником акулы (2).

Иммобилизация частей (Северцов) — преобразование активного органа в пассивный, подвижного — в неподвижный. Сюда относится потеря подвижности верхней челюсти в ряду позвоночных, образование крестца путем срастания позвонков у наземных позвоночных, иммобилизация позвоночника у птиц, образование цевки у птиц и т. п.

Разделение функций (Северцов) сопровождается разделением органа (например, мышцы, части скелета) на самостоятельные отделы. Примером может служить расчленение непарного плавника рыб на отделы, которое связано с изменением функций отдельных частей: передние отделы (спинные и анальный плавники) становятся рулями, направляющими движение рыбы, задний отдел (хвостовой плавник) — основным двигательным органом.

Фиксация фаз (Северцов). Иногда промежуточная фаза в функции органа фиксируется в качестве постоянного, нормального положения. Так, стопоходящие животные при хождении и особенно при беге приподымаются на пальцах. Через фиксацию этой промежуточной фазы движения устанавливается нормальное пальцехождение копытных.

Процессы дифференциации всего организма или отдельных его органов лежат в основе прогрессивной эволюции, характеризующейся новообразованием органов и признаков. Связанные с ними явления смены функций (в широком смысле) лежат в основе всех процессов преобразования отдельных органов. Необходимо подчеркнуть здесь еще раз совершенно

ясную взаимосвязанность процессов расчленения и преобразования функций с процессами расчленения и преобразования строения органов.

В этих процессах развития форма и функция столь неразрывно связаны, что каждый наш привычный термин оказывается односторонним и непригодным для выражения сущности явления. Смена функций является всегда одновременно и сменой формы. Поэтому А. Н. Северцов, которому принадлежит наиболее полный анализ морфологических закономерностей эволюции, говорит всегда о морфофизиологических преобразованиях организма.

4. СМЕНА АДАПТИВНЫХ НОРМ

В процессе смены функций перестраиваются отдельные органы. Однако их взаимозависимость неизбежно становится почвой для известных конфликтов между требованиями измененной среды и существующей системой корреляций. Эти противоречия всегда разрешаются перестройкой всей системы. Без такой перестройки корреляционной системы, т. е. аппарата индивидуального развития, стойкое изменение организации в процессе эволюции совершенно невозможно. Следовательно, в процессе эволюции происходит всегда полное преобразование всего организма вместе с его наследственной основой и вместе с системой морфогенетических корреляций как частью этой наследственной основы.

Такой постепенный переход организмов от одних условий существования к другим несомненно происходил и происходит в широких размерах, при постепенных климатических, а следовательно, и биоценотических изменениях в масштабе геологического времени.

Бывали, однако, периоды значительно более бурной перестройки флор и фаун, и это зависело не столько от скорости геологических и климатических изменений, сколько от следовавших за ними изменений в соотношениях между растительными и животными формами. Сдвиги в составе биоценозов могут приобретать гораздо более бурный характер при вторжении новых форм организмов, и это создает для каждого члена данного биоценоза совершенно иные условия существования. Переход организма от одного типа приспособления к другому является по существу скачкообразным процессом, и возможность его облегчается при существовании широко развитой индивидуальной приспособляемости, т. е. при наличии способности к адаптивным модификациям. В этом случае известная множественность адаптивных реакций может привести даже к выработке ряда весьма совершенных приспособительных форм, в виде модификационного полиморфизма. Если широкая норма реакций вообще облегчает переход организма от одних условий развития к другим, то еще большее значение имеет широкая зона уже выработанных типичных адаптивных реакций. Мы вводим поэтому понятие об адаптивных нормах, более узкое, чем понятие нормы реакций, которое, как известно, охватывает все вообще возможные реакции организма при любых возможных условиях развития (включая, следовательно, и неприспособительные морфозы). Особое значение выработанных в течение предыдущей истории организма адаптивных норм состоит в их типичной целостности, обеспечиваемой процессами индивидуального развития, включающими сложную систему регуляторных механизмов.

В процессе смены среды обитания одна адаптивная норма может быть непосредственно заменена другой, если факторы новой среды уже встречались в истории вида раньше в виде экологических, сезонных или местных уклонений, послуживших уже основанием для выработки соответствующих адаптивных норм.

Прибрежное или болотное растение, иногда заливаемое водой и приобретшее уже способность развивать водные листья (в качестве второстепенной адаптивной нормы), может в любое время перейти к чисто водной жизни. Растение континентального климата, теряющее иногда при засухе свои листья и приобретшее способность в этих случаях ассимилировать при помощи поверхностных тканей стеблей или листовых черешков, может в засушливом районе быстро превратиться в типичного ксерофита, ассимилирующего при помощи стеблей и черешков. В этом случае второстепенная, безлистная форма как приспособление к временной засухе становится главной, адаптивной нормой, приспособленной к обычной засушливости климата, а прежняя главная форма (с листьями) теряет свое значение (сохраняясь иногда как весенняя форма молодых растениц, развивающихся на еще влажной почве, в тени другой растительности). Из позвоночных животных амфибии, обладающие водной личиночной формой и наземной взрослой, могут с легкостью вернуться к постоянной жизни в воде при условии сохранения своей личиночной адаптивной нормы (неотения). Животные, обладающие сезонными формами, подобно *Araschnia levana — propsa*, способны при изменении климата превратиться в мономорфную форму с признаками одной либо другой сезонной формы (см. стр. 360).

У животных, однако, индивидуальное развитие имеет, как правило, более автономный характер. При автономном развитии, хотя и возникает в основном лишь одна форма (мономорфизм), однако при приобретении широкой способности к адаптивным реакциям в отдельных органах и существовании сложного механизма корреляций регуляторного характера эта одна форма претворяется в практически бесконечно большое число вполне гармоничных и приспособленных вариантов. Все это возможно, конечно, лишь при регуляционном типе развития, когда приспособительные изменения отдельных органов приобретают согласованный характер.

Организм отличается в этом случае особо значительной гибкостью, создавая на базе отдельных приспособительных реакций и при новых комбинациях факторов каждый раз совершенно новые частные адаптивные нормы. Нередко в процессе эволюции возникают широкие приспособления, создающие особую пластичность данной адаптивной нормы.

Так, у кистеперых рыб имелись легкие, подвижные конечности с богато расчлененным скелетом, высокоразвитые органы обоняния и слуха, а также разделенные полушария переднего мозга. Все эти признаки получили затем большое значение у наземных позвоночных, что производит впечатление «преадаптации». Можно, однако, показать, что весь этот комплекс признаков представляет результат приспособления хищника (какими по своему образу жизни и были кистеперые рыбы) к совершенно определенной биологической обстановке в условиях неглубоких, хорошо прогреваемых пресных водоемов. Эти приспособления не имели особо специализированного характера (за исключением межчелюстной железы и радиальной складчатости дентина зубов). Это были широкие адаптации, пригодные к использованию в амфибиотической жизни, и они приобрели большое значение в дальнейшей эволюции наземных позвоночных. Такие широкие адаптивные нормы значительно облегчают переход организма из одной среды в другую.

В историческом процессе смены адаптивных норм вырисовываются известные закономерности. Можно говорить о выдифференцировке отдельных норм, об их смене, о замене главной нормы второстепенной и, наоборот, о сокращении числа норм и сужении адаптивных реакций (специализация организма).

Сформулированный нами принцип смены адаптивных норм является расширением принципа смены функций, результатом его распространения на организмы в целом, согласно дарвиновскому пониманию переходов от одних форм организации к другим.

5. ДИВЕРГЕНЦИЯ, КОНВЕРГЕНЦИЯ И ПАРАЛЛЕЛИЗМ

> Невероятно, чтобы потомки двух организмов, первоначально резко между собой различавшихся, могли сблизиться в такой степени, которая привела бы к почти полному тождеству всей их организации.
>
> Ч. Дарвин.

Всякое обособление местных, географических или экологических форм, т. е. всякая дифференциация внутри известного вида растений или животных связана с выработкой некоторых различий между этими формами. Это внутривидовое расхождение форм, образование экотипов, географических рас и подвидов, представляет собою наиболее ясную начальную фазу эволюционного процесса. Наибольшее значение имеет, очевидно, экологическая дифференциация; она-то и легла в основу дарвиновского принципа расхождения признаков: «. . . чем разнообразнее строение, общий склад и привычки потомков какого-нибудь вида, тем легче они будут в состоянии завладеть более многочисленными и более разнообразными местами в экономии природы, а следовательно, тем легче они будут увеличиваться в числе».

Начальная дифференциация, т. е. первое обособление новых форм, есть всегда результат известной дивергенции, связанной с приспособлением к местным географическим и экологическим условиям существования. Дальнейшая эволюция обычно также оказывается дивергентной, как это видно на огромном материале современных и ископаемых форм, показывающих по мере их изучения во все бóльших группах животных ясную адаптивную радиацию (рис. 152, 153).

Так, например, класс млекопитающих распался на многочисленные отряды, характеризуемые родом пищи, особенностями местообитания, т. е. экологическими условиями существования (насекомоядные, рукокрылые, хищные, копытные, китообразные, грызуны, приматы. . .). Каждый из этих отрядов распался на подотряды и семейства, которые в свою очередь характеризуются не только морфологическими признаками, но и экологическими особенностями (формы бегающие, скачущие, лазающие, роющие, плавающие и т. п.) (рис. 153). Наконец, и внутри любого семейства мы находим роды и виды, различающиеся по образу жизни, по объектам питания и т. п.

Все это указывает на то, что дивергенция форм лежит в основе всего эволюционного процесса. Вместе с тем это показывает, что эволюция вновь обособляющихся форм идет в различных, определенным образом характеризуемых направлениях. В этом выражается объективная направленность эволюционного процесса. Каковы же те факторы, которыми определяется эта направленность? Дивергентный характер эволюции на самых начальных этапах обособления новых форм указывает ясно на среду как на фактор, определяющий направление эволюционного процесса.

Однако не будем недооценивать и значения особенностей самих организмов. Сама возможность дивергенции, т. е. происхождения разных потомков от одних и тех же родителей, указывает на возникновение известных различий в самих организмах. Специфика реакций организма на изменение среды определяется в основном наследственными свойствами самого организма, т. е. его нормой реакций. Наконец, и направляющее действие внешней среды осуществляется через естественный отбор, который, как мы знаем, не может рассматриваться как внешний фактор по отношению к организму. Лишь в том взаимодействии внешних и внутренних факторов, которые Дарвин назвал борьбой за существование, определяется направление естественного отбора и всего процесса эволюции. Следовательно, дивергентная эволюция диктуется не просто разными факторами внешней среды, а различным положением организма в этой среде, т. е. теми или иными условиями, в которые попадают различные потомки одной и той же родоначальной формы.

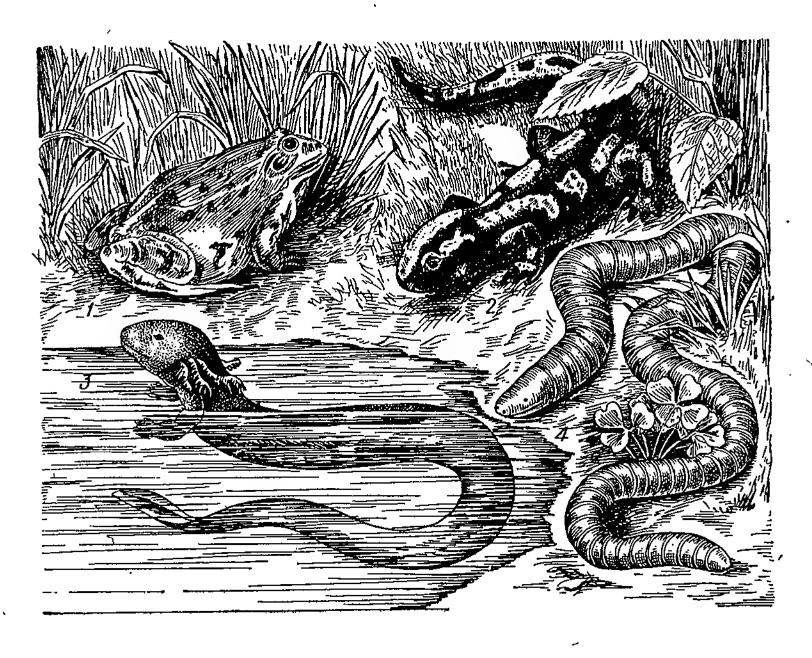


Рис. 152. Экологическая дивергенция амфибий. (Из Гааке).

1 — зеленая лягушка (*Rana esculenta*); 2 — огненная саламандра (*Salamandra maculosa*); 3 — сирена (*Siren lacertina*); 4 — кольчатая червяга (*Ichthyophis glutinosus*).

Длительность дивергентной эволюции находится в зависимости от степени специализации организмов и определяется интенсивностью межгруппового соревнования. Мало специализированные, примитивные формы могут очень длительно расходиться, пока не выйдут из области активной конкуренции друг с другом. Чем более специализирован организм, т. е. чем уже ограничены условия его существования определенными требованиями, тем дальше должна идти специализация.

Эта дифференциация имеет, однако, свои пределы, которые также были вскрыты уже Дарвином. По мере возрастания количества форм (видов, разновидностей) число особей каждой формы должно падать. Однако малочисленные формы эволюируют медленнее и гораздо легче полностью истребляются. В процессе эволюции распространенные и обычные формы имеют преимущества большей пластичности (мобильности) и будут постоянно вытеснять более малочисленные и потому менее пластичные популяции (подвиды, виды). Этим самым кладется известный предел и процессу видовой дифференциации.

Таким образом, и дифференциация, и специализация имеют для определенного типа организации свои пределы. На каждом уровне эволюции

организмов их адаптивная радиация ограничивается известными рамками и дальнейшая эволюция возможна лишь в иной плоскости, на более высоком, а иногда и на более низком уровне. Это не следует рассматривать

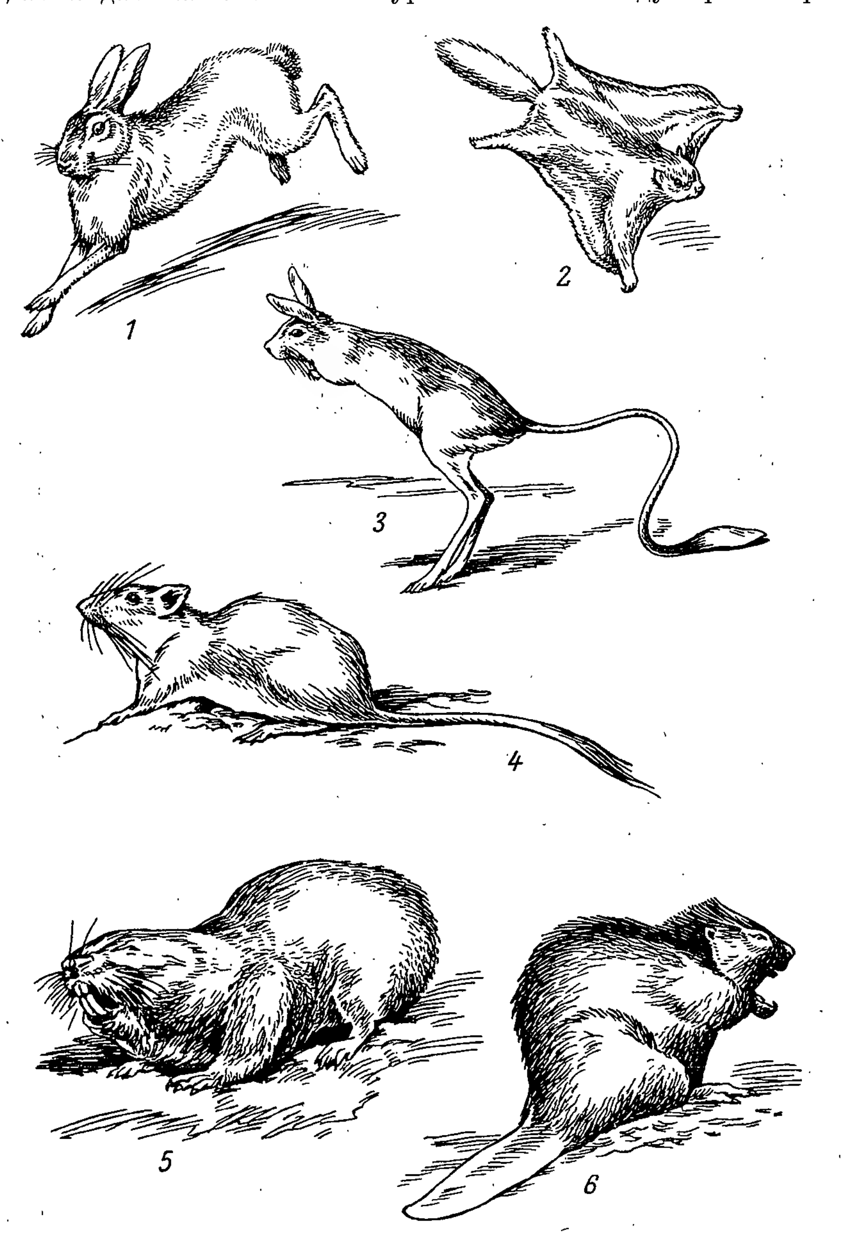


Рис. 153. Экологическая дивергенция грызунов.

1 — заяц-русак (*Lepus europaeus*); *2* — белка-летяга (*Pteromys volans*); *3* — тушканчик (*Allactaga williamsi*); *4* — большая песчанка (*Rombomys opimus*); *5* — слепыш (*Spalax microphtalmus*); *6* — бобр (*Castor fiber*).

как ограничение самого процесса эволюции какими-либо пределами. Дивергенция форм вообще беспредельна. Однако адаптивная радиация известной группы организмов ограничивается уровнем данной организации и достигает своего предела в максимальной специализации представителей данной группы (см. гл. IX, 3).

Параллелизм и конвергенция

Теория Дарвина предполагает, и это логически вытекает из его представлений о борьбе за существование, что эволюция организмов, сопровождающаяся увеличением многообразия органического мира, идет под знаком дифференциации и расхождения признаков, т. е. дивергенции форм. Принцип дивергенции составляет одно из важнейших положений дарвинизма. Антидарвинисты обыкновенно выдвигают противоположный принцип схождения признаков, т. е. конвергенции, а также параллельного развития как процессов, якобы противоречащих теории Дарвина.

В явлениях конвергенции и параллелизма на самом деле не менее ясно видно значение внешней среды для эволюции, чем в явлениях дивергенции. Как конвергенция, так и параллельное развитие явно определяются жизненным положением организмов в сходной среде. Это да-

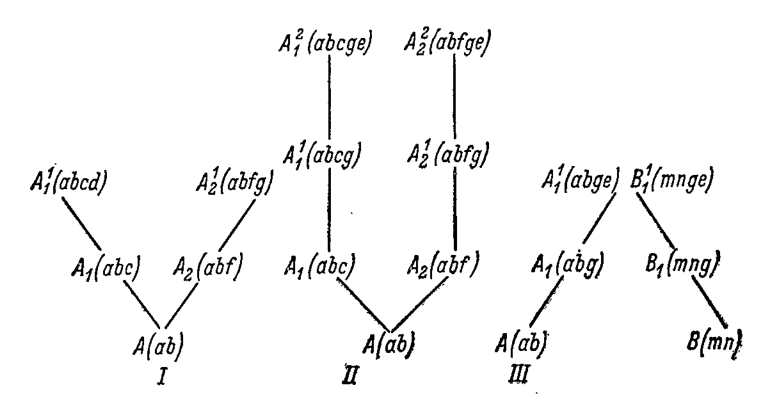


Рис. 154. Схема, поясняющая ход дивергентной (*I*), параллельной (*II*) и конвергентной (*III*) эволюции.

вало ламаркистам повод говорить о прямом направляющем влиянии факторов внешней среды. При более близком рассмотрении фактов нетрудно еще раз вскрыть неправильность ламаркистских позиций. Для этого необходимо, однако, строго различать конвергенции и параллелизмы, так как путаница в понятиях ведет здесь к целому ряду недоразумений.

Дивергенция означает независимое приобретение родственными организмами различных признаков. При дивергенции сходство объясняется родством, т. е. общностью происхождения, а различия — приспособлением к разной среде.

Допустим, что потомки организма A, характеризующегося признаками ab, попадают в разные условия и в результате получают новые признаки: в одних условиях организм A_1, унаследовавший признаки ab, приобретает еще новые приспособительные признаки c, d, в других условиях организм A_2, также унаследовавший признаки ab, приобретает иные приспособительные признаки f, g. Разошедшиеся формы A_1^1 и A_2^1 обладают, с одной стороны, сходными признаками ab, указывающими на общность их происхождения и, с другой стороны, различными признаками cd и fg, указывающими на приспособления к различным условиям среды (рис. 154, I).

Конвергенция означает независимое приобретение неродственными организмами сходных признаков. При конвергенции сходство объясняется приспособлением к сходной среде, а различия — различным происхождениям, т. е. отсутствием близкого родства.

Допустим, что потомки различных по происхождению организмов A и B, характеризующихся различными признаками ab и mn, попали в сходную жизненную обстановку и в результате приспособления к ней приобрели известные черты сходства — признаки g, e. В результате разные организмы A_1^1 и B_1^1 обладают известными (глубокими) отличиями (ab и mn), указывающими на различное их происхождение, и, с другой стороны, сходными признаками ge, указывающими на приспособление к сходной обстановке (рис. 154, III).

Параллелизм означает независимое приобретение родственными организмами сходных признаков. При параллельном развитии сходство объясняется частью общностью происхождения, а частью — приспособлением к сходной среде. Различия объясняются начальным расхождением признаков (рис. 154, II).

Допустим, что потомки организма A, характеризующегося признаками ab, разошлись в разные среды и дали начало различным формам A_1 и A_2, связанным тесным родством (что доказывается общностью признаков ab). Дальнейшая их эволюция идет, однако, в сходной обстановке и приводит к независимому приобретению обеими формами новых сходных приспособительных признаков g, e. Новые параллельные формы A_1^2 и A_2^2 обладают поэтому глубоко сходными признаками ab, указывающими на общность происхождения (от общего предка A) и другими чертами сходства, приобретенными независимо друг от друга в сходной обстановке — ge. Различия первого поколения (c и f) указывают на расхождение исходных форм (или расхождение в известных признаках).

На практике проведение надежной границы между конвергенцией и параллелизмом иногда наталкивается на трудности. В самом деле, где провести границу между родственными и неродственными организмами? Ведь все организмы связаны в конце концов узами родства, и вопрос здесь стоит лишь о близком или далеком родстве. Попытки условного разграничения различных степеней родства по таксономическим соотношениям нужно считать неудачными. Поэтому необходимо устанавливать каждый раз природу самого сходства. Если приспособительное сходство развивалось совершенно независимо на базе первоначальных различий (аналогичные органы), то мы будем говорить о конвергенции. Если же такое приспособительное сходство развилось хотя и независимо, но на базе сходств, унаследованных от общих предков (гомологичные органы), то следует говорить о параллелизме. Поясним это некоторыми примерами.

Сходство в организации птерозавров и птиц частью основано на конвергенции, частью на действительном родстве форм. Однако в данном случае нас интересует сходство в приспособлении к летанию. Сама способность к передвижению в воздухе, послужившая основой для дальнейшего развития сходств, приобретена обеими группами животных совершенно независимо друг от друга. Это доказывается принципиальными различиями в конструкции летательного аппарата птиц и птерозавров (аналогичные органы). Поэтому нужно говорить в этом случае о конвергенции. С другой стороны, сходство в строении представителей обеих главных групп птерозавров — птеродактилей и рамфоринхов — частью основано на близком родстве, но частью и на параллельном развитии, так как переход к планированию в воздухе начался еще у общих предков этих групп (их крылья гомологичны).

Сходство в строении морских черепах — каретты (*Chelone*) и кожистой черепахи (*Sphargis*) — следует рассматривать частью как основанное на близком родстве, частью как конвергентное. Последнее есть результат приспособления к одинаковому образу жизни в море, причем обе формы перешли к водной жизни независимо друг от друга. Здесь, следовательно, идет речь о конвергенции форм, которые на самом деле находятся в близком родстве. Сходства между тремя ветвями ластоногих — тюленями, котиками и моржами, поскольку они не объясняются унаследованием от общих предков, а приобретены позднее независимо друг от друга, нужно обозначить как параллелизмы (рис. 155), так как эти сходства представляют собой результат приспособления к жизни в море. Это приспособление, т. е. развитие дальнейших сходств, началось во всяком случае еще у общих предков всех ластоногих и коснулось именно гомологичных органов. С другой стороны, развитие воздушных мешков у моржа и у самца полосатого тюленя является примером конвергенции, так как эти органы развиваются у них на различной основе: у моржа — от пищевода, а у тюленя — из трахеи.

Необходимость разграничения сходства, основанного на родстве (гомология органов), такого же сходства, углубленного еще параллельным развитием (гомойология органов), и сходства, основанного на приспособлении совершенно различных органов к одинаковым отправлениям (аналогия органов), можно пояснить следующими соображениями.

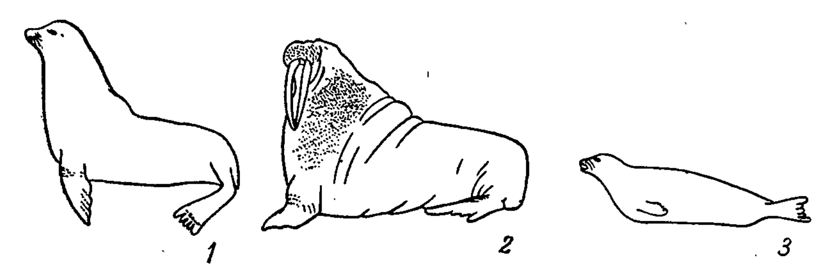


Рис. 155. Представители трех семейств ластоногих.

1 — котик (Otariidae); 2 — морж (Odobenidae); 3 — тюлень (Focidae). Их сходство есть в значительной мере результат параллельной эволюции.

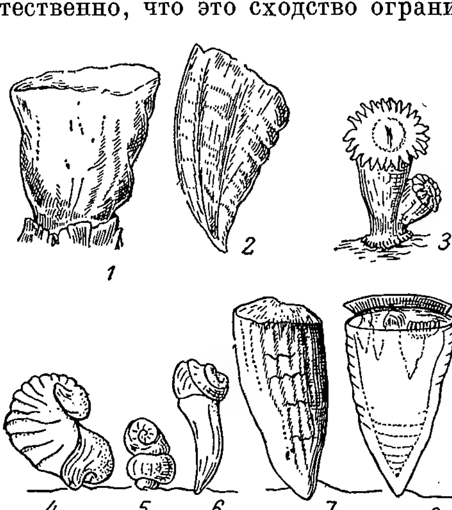
Если бы в результате конвергентного развития организмы и отдельные их органы приобретали действительно глубокое сходство строения, то мы утратили бы всякий критерий для разграничения сходства, основанного на родстве, и сходства, обусловленного конвергенцией. Гомология органов была бы неотличима от их аналогии. Отсутствие критерия родственности форм естественно привело бы к ее отрицанию, т. е. привело бы к отрицанию основных достижений дарвинизма. Теоретические построения некоторых антидарвинистов приобретают кажущуюся убедительность лишь благодаря смешению понятий конвергентного и параллельного развития. Параллельное развитие близкородственных форм действительно сопровождается установлением весьма глубоких сходств, нередко с трудом отличимых от сходств, обусловленных унаследованием от общих предков.

Если мы распространим понятие конвергентного сходства и на параллелизмы, то мы значительно увеличим его объем и придадим ему незаслуженно большое значение не только в смысле большой распространенности явления, но и в смысле признания глубины схождения признаков. Вместе с тем мы теряем критерий родства форм. Глубину сходства мы тогда склонны относить исключительно за счет действия среды. Значение исторически сложившейся структуры (и реакций) организма при этом недооценивается.

Если мы, наоборот, будем все независимо приобретенные сходства обозначать как параллелизмы, то мы также теряем критерий родства форм. И в этом случае аналогии и гомойологии органов попадут в одну категорию. Глубина сходства приписывается, однако, теперь родству форм, и в некоторых случаях (конвергенции) значение этого родства

переоценивается. В «родственные» организмы легко попадают и такие далекие формы, как ихтиозавры и дельфины (палеонтолог Штейнман).

Примеры конвергенции. При конвергенции сходство определяется приспособлением разных организмов к сходным условиям существования. Естественно, что это сходство ограничивается, как правило, лишь некоторыми органами, непосредственно связанными с одними и теми же факторами среды. Конвергентное сходство не бывает глубоким и по существу ограничивается обычно немногими органами. Так, например, нередко ссылаются на органы зрения, которые бывают весьма сходными у очень далеких животных (рис. 83). Во многом сходны глаза некоторых кольчецов и моллюсков. Похожи даже сложные глаза членистоногих и мантийные глаза пластинчатожаберных моллюсков. Сходны глаза головоногих моллюсков и высших позвоночных. Это сходство определяется, однако, тем, что основные принципы построения органа зрения в высшей степени ограничены чисто физическими законами преломления света (на это указывал уже Ч. Дарвин). Далее этого общего сходства конвергенция обыкновенно и не идет. Поразительно похожи нефридии ланцетника с их соленоцитами и нефридии многощетинкового кольчеца *Phyllodoce*. Сходны наружные жабры многих животных, кожные органы чувств у аннелид и у моллюсков, а также трахеи у пауков и у насекомых. У позвоночных животных конвергентное сходство обнаруживают ласты многих



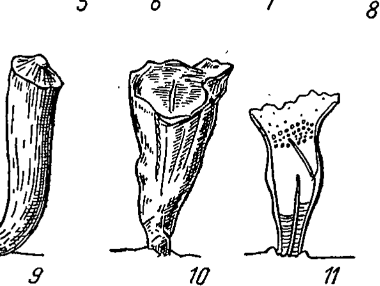


Рис. 156. Воронковидная форма различных сидячих животных как пример конвергенции, связанной со сходными условиями жизни — прикреплением к субстрату. (Из С. А. Зернова).

1 — современная роговая губка *Euspongia*; *2* — силурийский коралл *Streptelasma*; *3* — современный коралл *Caryophylia*; *4—6* — мезозойские двустворчатые моллюски *Diceras*, *Requienia* и *Caprinula*; *7*, *8* — меловой двустворчатый моллюск *Hippurites*; *9* — третичный усоногий рак *Pyrgoma*; *10*, *11* — наружный и внутренний вид пермской брахиоподы *Richthofenia*.

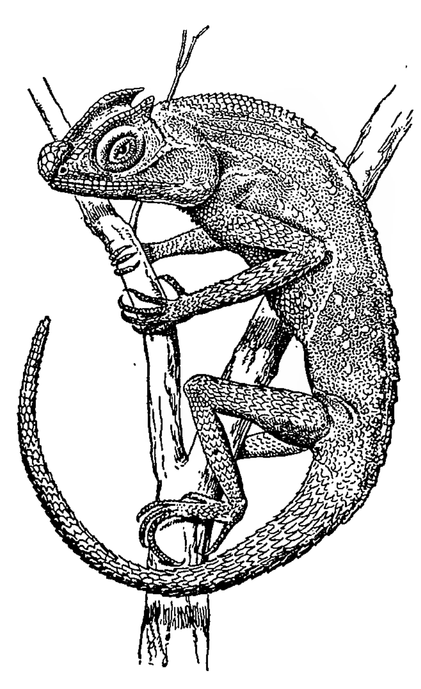


Рис. 157. Лазающая агама *Lyriocephalus scutatus* (остров Цейлон).

Внешнее сходство с хамелеоном (рис. 93) обусловлено конвергенцией.

морских рептилий и млекопитающих (особенно у ихтиозавров, плезиозавров и китообразных). На конвергенции основано и сходство между двускладчатыми (билофодонтными) коренными зубами тапиров, ископаемого динотерия и современного зайца, сходство между многобугорчатыми коренными зубами ископаемых мастодонтов и современных крыс или между многоскладчатыми зубами слонов и водосвинки. Большинство примеров конвергентного сходства всегда относится именно к сходству в строении отдельных органов. Это сходство всегда покоится на сходстве в функциях (типичная аналогия органов).

Гораздо реже наблюдается, что конвергенция захватывает организацию животного несколько шире, простираясь на ряд органов. Чаще всего она касается внешней формы тела, органов движения и некоторых других эктосоматических органов (рис. 156—159).

Из позвоночных имеется общее сходство между хамелеоном и агамой *Lyriocephalus* (рис. 157), между сельдевой акулой (*Lamna*), ихтиозавром и дельфином (рис. 158). Общая торпедообразная форма тела, расположение и форма плавников придают этим животным действительно большое внешнее сходство. Однако мы подчеркиваем, что оно является исключительно внешним. По своей организации акула остается типичной рыбой, ихтиозавр — рептилией, а дельфин обладает всеми особенностями организации млекопитающего.

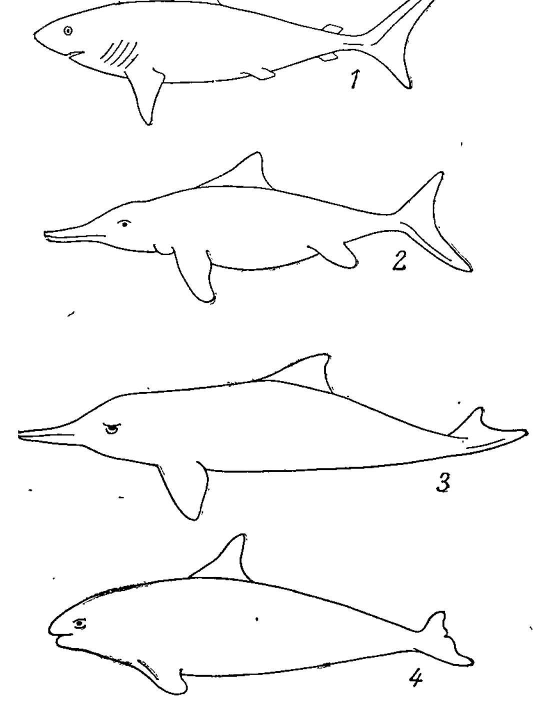


Рис. 158. Акула (*1*), ихтиозавр (*2*) и дельфины (*3* и *4*) как пример конвергенции формы тела и плавников у быстро плавающих животных.

На конвергенции основано, по-видимому, и сходство между различными бескилевыми птицами, которое определяется переходом к бегу как единственному способу передвижения. Конвергенцией обусловливается общее сходство между «голенастыми» болотными птицами (журавли и цапли). На конвергенции основано сходство между европейским кротом (*Talpa*) и другими кротообразными формами (золотой крот *Chrysochloris*, сумчатый крот *Notoryctes*, частью и роющие грызуны — гоферы и цокори). Сходный образ жизни сумчатых и плацентарных млекопитающих привел их совершенно независимо друг от друга к образованию многих форм приспособления, сходство которых покоится главным образом на конвергенции. Само собой разумеется, что родство этих форм как млекопитающих углубляет это сходство и дополняет некоторыми параллелизмами. Кроме только что упомянутых кротов, можно еще сослаться на сходство опоссумов (*Didelphys*) и язвиц (*Perameles*) с крысами и мышами, сходство водяного опоссума (*Chironectes*) с выдрой (*Lutra*), сумчатого летуна (*Petaurus*) с белкой-летягой (*Pteromys*) (рис. 159). Точно так же сумчатый мурашеед (*Myrmecobius*) напоминает настоящих муравьедов (*Myrmecophaga*), сумчатый волк (*Thylacinus*) — настоящего хищника,

а сумчатый тушканчик (*Antechinomys*) похож на настоящих тушканчиков-грызунов.

Во всех этих случаях сходство определяется приспособлением к сходным условиям существования, т. е. эволюция этих форм получила известное направление, диктуемое положением организма в окружающей его среде. Ясно выступает, однако, и значение внутренних факторов, т. е. роль самого организма в процессе эволюции. Конвергентное сходство никогда не бывает глубоким, и именно в этом ясно сказывается значение исторически сложившейся организации.

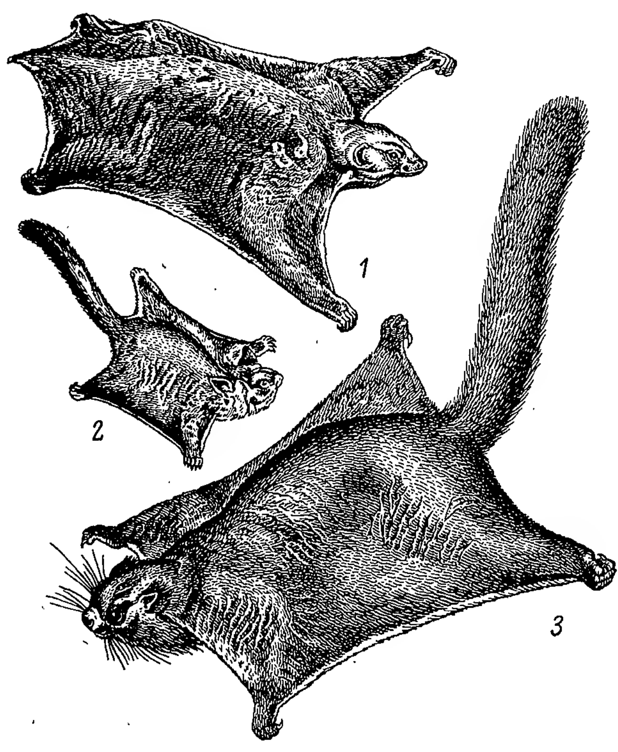


Рис. 159. Планирующие млекопитающие как пример конвергенции, связанной со сходным способом передвижения.

1 — шерстокрыл (*Galeopithecus*); 2 — сумчатая белка (*Petaurus*); 3 — белка-летяга (*Pteromys*).

Вся организация в целом никогда не конвергирует. Схождение признаков касается в основном лишь тех органов, которые непосредственно связаны с данными (т. е. сходными) факторами внешней среды. Во всей остальной организации обычно не только остаются изначальные ее различия, но они могут еще и усиливаться благодаря продолжающейся в общем дивергентной эволюции.

Во всяком случае никогда не может быть и речи о конвергентном развитии всей организации двух разных животных, и поэтому сходство, достигаемое в результате этой конвергенции, никогда не может быть таким глубоким, как сходство двух близкородственных организмов.

Примеры параллелизма. Параллельно развивались, по-видимому, многие гистологические структуры у близкородственных животных. Возможно, что костная ткань развивалась независимо и параллельно у различных низших позвоночных на общей основе волокнистых соединительнотканных скелетных образований. Независимо развивалась циклоидная

форма чешуи у различных рыб с костным скелетом (у костных ганоидов, у костистых рыб, у двоякодышащих и у кистеперых). Точно так же развивалась сложноскладчатая структура зуба у высших кистеперых рыб, с одной стороны, и у высших стегоцефалов — с другой (рис. 160). Это происходило на основе унаследованной ими от примитивных кистеперых рыб простой радиальной складчатости основания зуба. Параллельно образовались цельные позвонки у различных рыб и у древнейших амфибий (стегоцефалов) на основе отдельных элементов осевого скелета, развивавшихся на хорде и унаследованных от общих предков этих форм. Сходно шла также редукция кожного панциря у различных стегоцефалов. Параллельно шло образование височных ям и дуг черепа у различных

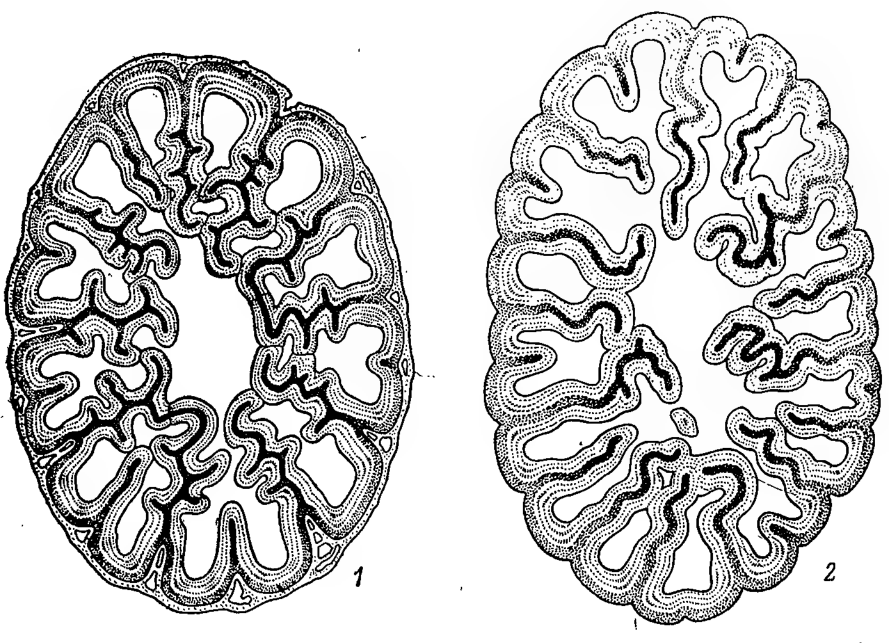


Рис. 160. Параллелизм в развитии складчатых зубов у кистеперых рыб и у стегоцефалов. (По А. П. Быстрову).

1 — поперечный шлиф через зуб кистеперой рыбы *Polyplocodus*; 2 — то же у стегоцефала *Benthosuchus*.

амфибий и рептилий. Редукция панциря вела в этих случаях к облегчению веса и увеличению подвижности животного на суше.

В некоторых случаях параллелизмы охватывают целые системы органов или значительную часть всей организации (чего не бывает при конвергенции). Так, например, во многом параллельно развивались двоякодышащие рыбы и амфибии. Особенно значительны параллелизмы в строении сердца и кровеносной системы. Эти сходства развились независимо в обеих группах, но несомненно на общей основе. Их развитие обусловлено прогрессивным усилением значения легочного дыхания, унаследованного как двоякодышащими, так и амфибиями от их общих предков — древнейших кистеперых рыб. Кроме параллелизмов, обе группы связываются и сходствами, основанными на родстве (строение центральной нервной системы и мочеполового аппарата). С другой стороны, имеются и конвергентные признаки; таково укрепление челюстей на осевом черепе (аутостилия), развившееся у двоякодышащих рыб и амфибий совершенно независимо друг от друга. Наконец, нельзя не отметить, что, несмотря на эти значительные сходства, обе группы развивались в общем все же дивергентно. Наиболее резко выражена дивергенция в развитии зубной системы,

хрящевого черепа, костей крыши черепа, а также в развитии позвоночника, конечностей, их поясов и многих других органов. Все это показывает нам, что в конкретной эволюции целых организмов явления дивергенции могут сложным образом переплетаться с параллельным развитием различных органов, а в равной мере сопровождаться и конвергенцией в развитии других органов и структур.

Чем ближе родственные связи между организмами, тем чаще явления параллельного развития захватывают весьма значительные части всей организации. Палеонтологические данные указывают на длительное параллельное развитие большинства родственных форм. Целые группы близких организмов развиваются как бы пучками параллельных путей в течение долгих геологических периодов. Как на пример такого параллельного развития можно сослаться на историю хоботных (по Осборну). При этом близкородственные организмы развиваются столь сходно, что во многих случаях появляются вполне законные сомнения насчет происхождения тех или иных частных сходств путем наследования от общего предка или лишь путем параллельного развития на некоторой общей основе. При очень близких степенях родства и сами параллелизмы в развитии сходных и, конечно, гомологичных частей становятся столь глубокими, что имитируют изначальное сходство этих частей у исходных форм.

Параллельное развитие, как и конвергенция, определяется требованиями сходного положения организма во внешней среде. Разные организмы реагируют на одинаковые факторы среды (через процесс отбора) до известной степени сходными изменениями (рис. 161). Однако вполне естественно, что сходство реакций определяется при данных условиях среды также и сходством унаследованного строения самих организмов. Поэтому чем ближе эти организмы друг к другу, тем более сходны будут и их реакции на одинаковое изменение среды. Только очень близко родственные организмы могут ответить на изменение жизненной обстановки вполне сходными, т. е. параллельными, изменениями всего своего строения. В явлениях параллельного развития выражается, следовательно, особенно ясно значение как внешних, так и внутренних факторов в определении направления эволюционного процесса. Вместе с тем широкая распространенность параллелизмов в принятом здесь понимании не только не противоречит дарвиновской теории, кладущей в основу процесса эволюции явления дивергенции, но, наоборот, дает еще более определенные указания на значение различных форм борьбы за существование.

Первоначальное расхождение признаков означает, по Дарвину, ослабление борьбы за существование, именно ослабление активной конкуренции, в особенности между наиболее уклоняющимися формами. Мы уже отмечали, что для более специализированных организмов иногда уже самое незначительное расхождение в отдельных признаках (например, в окраске или в пище) ведет к полному разделению жизненной территории или средств питания, т. е. к полному устранению конкуренции. В этом случае новые экологические (или географические) формы продолжают жить рядом в том же климате и почти в той же общей обстановке, борясь нередко почти с теми же врагами и опасностями. Естественно, что такие формы продолжают эволюировать в сходных направлениях. Такова, например, эволюция бесхвостых амфибий. После сформирования этой группы, характеризующейся своеобразным способом передвижения скачками, она широко расселилась по более влажным лесам, лугам и болотам, образовала много местных форм, как географических, так и экологических. В общем, все представители группы сохраняли сходный образ жизни и при переходе к более быстрым движениям скачками, естественно, развивались во многом параллельно. Большая группа чаек и крачек, несмотря на множество различных форм, всегда связана с водой по роду

своего питания и, несмотря на некоторую начальную дивергенцию, в дальнейшем развивается во многом параллельными путями. Хорошим примером параллелизма в эволюции может служить эволюция хомяков (Cricetidae) и мышей (Muridae). Эти грызуны развиваются параллельно уже с эоцена и дали начало параллельной адаптивной радиации производных форм. Образ их жизни и способ питания семенами растений в общем сходны.

В явлениях параллельного развития довольно ярко выражается закономерная направленность эволюции целых групп организмов. Если мы видим такую параллельную направленность эволюции, то это объясняется, с одной стороны, близким родством организмов, обладающих сходной наследственной основой и, следовательно, сходными нормами реакций и, с другой стороны, сходным их положением во внешней среде. Только теория естественного отбора Ч. Дарвина, исходящая из наличия взаимодействия внешних и внутренних факторов на всех этапах и при всех условиях возникновения и отбора изменений в процессе эволюции, объясняет не только начальную дивергенцию форм, но и дальнейшую их адаптивную радиацию в различные экологические ниши, а также нередко наблюдаемые довольно глубокие параллелизмы форм, развивающихся в сходной обстановке. Мы видим лишний раз, что направление эволюции определяется не средой и не организмом, взятыми в отдельности, а теми конкретными взаимозависимостями, которые устанавливаются между ними и которые выражаются определенными формами борьбы за существование и разрешаются в процессе естественного отбора наиболее приспособленных особей.

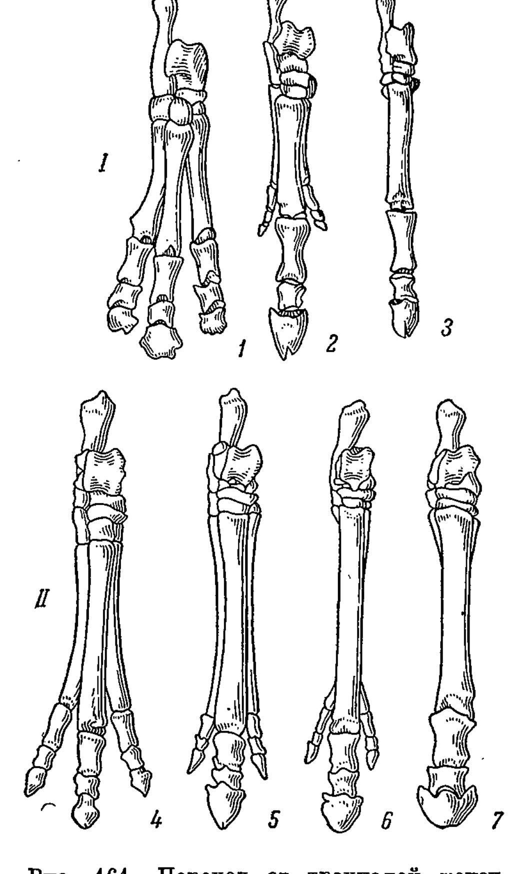


Рис. 161. Переход от трехпалой конечности к однопалой в рядах: *I* — литоптерн (Litopterna) и *II* — лошадиных (Equidae).

1 — Macrauchenia; 2 — Diadiaphorus; 3 — Thoatherium; 4 — Eohippus; 5 — Miohippus; 6 — Hypohippus; 7 — Equus.

Пример параллелизма.

Монофилия и полифилия

Если бы конвергенция была весьма распространенным явлением, как это нередко утверждают антидарвинисты, то в геологической истории земли наблюдалось бы не увеличение многообразия органических форм, а, наоборот, его уменьшение. Между тем систематики любят доказывать, что большинство групп животного царства имеет полифилетическое происхождение, т. е. ведет свое начало от многих корней. В этом случае принимают именно конвергенцию как господствующий процесс в эволюции органических форм. Конечно, во многих случаях систематические единицы действительно оказывались имеющими гетерогенный состав, т. е. явля-

лись полифилетическими. В этих случаях исследователи признавали, что это не были естественные группы организмов, а лишь искусственные подразделения, состав которых должен быть пересмотрен при выработке естественной, т. е. филогенетической, классификации. Так это и происходило в истории разработки классификации организмов. Вспомним недавние еще отряды хищных, голенастых, плавающих, летающих и тому подобных птиц. Уже самые названия показывают объединение в одной единице различных животных по одному лишь признаку — по образу жизни. На самом деле это были искусственные группы: хищные объединяли современных соколиных с совами, голенастые объединяли аистовых с журавлями и т. п. По-видимому, и бескилевые птицы представляют гетерогенную группу бегающих птиц различного происхождения. В таком случае надо этих птиц перераспределить по другим отрядам, согласно их родственным связям. Недавно еще среди гастропод фигурировал большой род *Vermetus*, составленный из форм с червеобразными развернутыми раковинами. Судя по различному строению первых оборотов раковин, этот род содержал в себе представителей самого различного происхождения. Само собой разумеется, что этот полифилетический род пришлось разбить на целый ряд других, монофилетических родов (за одним из коих и осталось прежнее название *Vermetus*). В филогенетической системе нет места полифилетическим группам. Полифилия есть лишь выражение несовершенства нашей классификации.

Палеонтологически хорошо изученные группы животных имеют явно монофилетическое происхождение. Таковы, например, многие группы млекопитающих, которые известны в почти непрерывных рядах форм, исходящих от малодифференцированных общих предков. Таковы слоны, парнокопытные, носороги, хищники, которые показывают богатую дивергенцию форм. Именно палеонтологический материал по различным высшим позвоночным дает наилучшие иллюстрации процесса адаптивной радиации. Ясно, что явления конвергенции не играют никакой роли в возникновении таких групп.

Однако иногда термины «монофилия» и «полифилия» употребляются в существенно ином смысле — не в смысле развития из одного или из разных источников (путем конвергенции), а для обозначения развития в виде одной ветви или в виде целого пучка параллельных ветвей.

Еще Дарвин высказывался отрицательно по вопросу о возможности образования новых видов от одной или немногих особей. В настоящее время вряд ли кто допускает такую возможность. В процессе эволюции преобразовываются и дифференцируются всегда целые популяции скрещивающихся между собой особей. Родство этих особей имеет внутри вида сетчатый характер (см. гл. IV, 2, рис. 127). Таким образом, выражение «происхождение от одного предка» никогда нельзя понимать буквально. Мы говорим о родоначальном виде, а не особи. Более значительные единицы — роды, семейства и т. д. — развиваются всегда целыми пучками форм. Во многом такие пучки развиваются параллельно. Однако все эти группы родственных форм развиваются из одного корня. Поэтому термин «монофилия» является для любой такой группы единственно правильным. Термин «полифилия», применяемый для обозначения параллелизмов, способен лишь ввести в заблуждение (так как заставляет думать о конвергенции). Вместе с тем он ни для чего не нужен, так как явления параллельной эволюции не только не исключают дивергенции, но, наоборот, всегда осуществляются в виде надстройки над первоначальной дивергенцией форм да обычно и сопровождаются дальнейшей дивергенцией. В любой монофилетической группе мы всегда можем установить явления параллельного в известных отношениях развития целого пучка родственных форм.

ГЛАВА IX

НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Группа, однажды исчезнувшая, никогда не появляется вновь.

Ч. Дарвин.

1. ТЕОРИИ НАПРАВЛЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Представления о внутренней направленности эволюции коренятся уже во взглядах Ламарка, выраженных в законе градации. Они были затем развиты в теории Негели, принимавшего, что в основе процесса эволюции лежит направленное изменение мицеллярной структуры наследственной субстанции — идиоплазмы. Эти взгляды послужили источником для теории ортогенеза. Термин «ортогенез» был введен Гааке и воспринят Эймером, который обычно и считается автором теории. Находясь на позициях механоламаркизма, эти ученые исходили из положения, что эволюция покоится на непосредственном влиянии факторов внешней среды на организмы. Однако сама организация в силу ее физико-химической структуры может меняться лишь в известных направлениях. Поэтому сторонники теории ортогенеза (которых можно называть ортоламаркистами) склонны сравнивать эволюцию с процессом роста. Направленный процесс эволюции они называют филогенетическим ростом. Предполагается, что обособление видов происходит в результате наступающей время от времени остановки роста (генэпистаз).

Эймер описал некоторые закономерности в изменениях окраски у бабочек, ящериц и млекопитающих. Ортогенетические ряды форм представляют, однако, у этого автора лишь искусственно подобранные ряды, а не естественные филогенетические линии, идущие от родоначальных форм к их непосредственным потомкам. Поэтому они вряд ли дают правильное представление о действительных закономерностях, лежащих в основе эволюции.

Гораздо большее значение имеют в этом смысле палеонтологические ряды форм в том случае, когда их преемственность доказывается полной стратиграфической последовательностью нахождения ископаемых остатков, в особенности когда эти остатки относятся к одному и тому же местообитанию. Таков, например, описанный Неймайром известный ряд верхнеплиоценовых брюхоногих моллюсков палюдин (рис. 47) с острова Кос (Эгейское море). Попытки объяснить изменения в строении раковины только прямым воздействием внешних факторов, вызвавших ненаследственные модификации, явно несостоятельны, так как очень широкий диапазон индивидуальной изменчивости раковин одного геологического возраста и одного места нахождения и постепенный сдвиг средней нормы в последующих возрастах говорят в пользу существования наследственной изменчивости и деятельности процесса естественного отбора (что не исключает, конечно, возможного наличия модификационных изменений).

И во многих других случаях хорошо видно определенное направление эволюции некоторых форм, связанное с известными изменениями в среде обитания. Однако ни «давлением» физических факторов среды, ни внутренними причинами этой направленности объяснить нельзя, так как формы одного происхождения в одной и той же физической среде развиваются по-разному, и в то время как одни формы успешно преобразовываются, другие идут по пути регрессивных изменений или вымирают.

Большое значение имели бы для разбираемого нами вопроса геологически более длительные ряды форм. К сожалению, большинство таких палеонтологических рядов не представляет настоящих филогенетических ветвей, а лишь более или менее удачно подобранные сравнительно-анатомические ряды форм. Все же в некоторых случаях у нас есть уже хорошо изученные ряды, которые, очевидно, имеют значение настоящих генетических линий. Это касается, например, лошади, других копытных, хоботных, сирен, некоторых хищных.

Во всех тех случаях, когда известен достаточно полный ископаемый материал, можно установить, что эволюция шла не по одному пути, а по многим, частью расходящимся, частью параллельным направлениям. Это касается, в частности, и лошади, генеалогия которой постоянно приводилась в качестве примера типичного ортогенетического ряда. В этом ряду (*Eohippus*, *Orohippus*, *Mesohippus*, *Merychippus*, *Pliohippus*, *Equus*; рис. 46) можно проследить за постепенным изменением различных черт организации в одном определенном направлении: характерная дифференцировка зубов с образованием диастемы и моляризацией ложнокоренных зубов; усложнение строения коренных зубов до образования складчато-лунчатого типа; постепенное возрастание высоты их коронки вплоть до образования характерного призматического зуба; преобразование конечностей с постепенной редукцией малой берцовой и локтевой костей, причем локтевой отросток прирастает к лучевой кости; редукция краевых пальцев вплоть до образования однопалой формы с небольшими рудиментами 2-го и 4-го пальцев (грифельные косточки); наконец, неуклонное увеличение общих размеров тела. И в вымерших боковых ветвях ряда лошадиных происходили в общем подобные же изменения.

Позднейшие исследования показали, что древнейшие лошади развивались по очень многим направлениям, образуя не один ряд форм, а целый пучок родословных ветвей со многими разветвлениями (рис. 162). Из всех этих (частью параллельных) ветвей и разветвлений огромное большинство вымерло, не оставив никакого потомства в современной фауне. Само собой разумеется, что если мы, бросая взгляд назад, будем искать предков современной лошади среди всего этого богатства ископаемых форм, то мы неизбежно придем к установлению одного ряда, так как только один исторический ряд прямых потомков и мог привести к определенной современной форме. Проблема крайней ограниченности путей эволюции представляется в значительной мере ложной проблемой.

При возникновении новых форм они всегда развиваются не в одном направлении, а во многих, соответственно тем условиям среды, в которые они попадают при своем расселении. Это было высказано Дарвином в принципе расхождения признаков и позднее сформулировано Осборном в виде закона адаптивной радиации.

Однако вполне естественно, что в отдельных филогенетических ветвях по мере их прогрессивного приспособления к частным условиям существования, т. е. по мере их специализации, число возможных путей эволюции все более ограничивается. Это понятно именно с материалистических позиций, так как эти пути определяются конкретными взаимоотношениями между организмом и средой, в которых исторически сложившаяся наследственная структура организма имеет огромное значение. Сложная организация не может быть изменена в любых направлениях без нарушения ее жизненности, и чем она сложнее и чем она более связана в своих приспособлениях с известными сторонами внешней среды, тем более ограничивается степень свободы этих изменений.

Понятно поэтому, что родственные организмы, обладающие сходной организацией и живущие в сходных условиях, развиваются в общем по одним и тем же направлениям, т. е. параллельно. В отдельных ветвях эволюция может идти с различной скоростью. Если эти ветви развиваются в общем параллельно, то в рядах с быстрыми темпами эволюции скоро появляются формы, «опережающие свой век», т. е. до известной степени подобные тем, которые в других рядах возникнут лишь позднее. Такое появление параллельных форм в разное геологическое время привлекало особое внимание палеонтологов, говоривших о «пророческих» формах, о «предварении» признаков и т. п. Ясно, что такие «предварения» представляют лишь частные случаи параллелизмов в ветвях, развивающихся с различной скоростью.

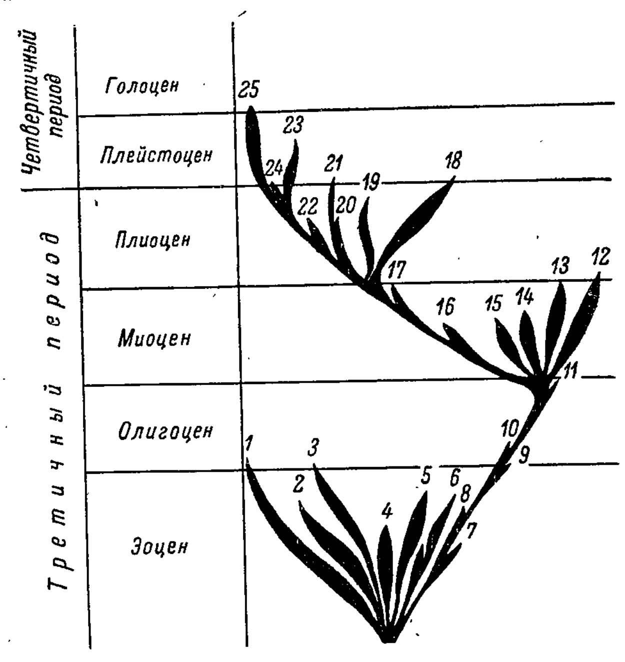


Рис. 162. Родословная лошади. (По А. А. Борисяку).

1 — Palaeotherium; 2 — Anchilophus; 3 — Plagiolophus; 4 — Propalaeotherium; 5 — Lophiotherium; 6 — Pachynolophus; 7 — Eohippus; 8 — Orohippus; 9 — Epihippus; 10 — Mesohippus; 11 — Miohippus; 12 — Anchitherium; 13 — Hypohippus; 14 — Archaeohippus; 15 — Kalobatihippus; 16 — Parahippus; 17 — Merychippus; 18 — Hipparion; 19 — Protohippus; 20 — Neohipparion; 21 — Neohippus; 22 — Pliohippus; 23 — Hippidium; 24 — Plesihippus; 25 — Equus.

Не следует преувеличивать значения параллелизмов. Выражаясь в одних признаках организации, они обычно сопровождаются вполне ясным расхождением по другим признакам. Родственные организмы, сохраняя определенные отношения к одним сторонам внешней среды (например, донная жизнь), расходятся по отношению к другим ее сторонам (например, по роду пищи).

Другая группа фактов, лежащих в основе теорий направленной эволюции и использованных главным образом палеонтологами, касается закономерностей, проявляющихся в эволюции отдельных филогенетических вет-

вей. Прежде всего нередко (хотя и далеко не всегда) в отдельных филогенетических ветвях наблюдается постепенное и неуклонное увеличение общих размеров тела. Эти наблюдения послужили основанием для сформулирования «закона филогенетического роста» (Ch. Depéret). Палеонтолог Коп показал на большом фактическом материале, что новые прогрессивные формы возникают всегда от неспециализированных предков. Ш. Депере выразил то же самое в обратной форме — как «закон специализации» филогенетических ветвей.

Таким образом, наметились известные закономерности в эволюции отдельных ветвей животного царства, и это привело к попыткам (ведущим свое начало еще от Дж. Броки, современника Кювье) провести аналогию между историческим развитием и индивидуальным. Эволюция отдельных ветвей идет, согласно этим взглядам, по пути непрерывной дифференциации и специализации, сопровождающихся часто неуклонным увеличением общих размеров тела. Сначала этот процесс идет с большой скоростью. Потом, при прогрессивном сокращении изменчивости, темп эволюции все более замедляется и, наконец, при максимальной специализации организм идет навстречу вымиранию. Этот путь эволюции сравнивали с циклом индивидуального развития и его фазами: юностью, зрелостью и старостью, заканчивающейся смертью особи.

Такие аналогии, проводимые между эволюцией и процессами индивидуального развития, довольно естественно привели многих палеонтологов к выводам о существовании внутренних факторов, определяющих указанную смену фаз. Однако в действительности аналогия между филогенезом отдельной исторической ветви и онтогенезом особи крайне поверхностна.

В основе обеих форм развития лежат совершенно различные факторы. Факторы индивидуального развития вскрываются эмбриологией. Движущей силой является здесь в основном взаимодействие частей самого организма, связанных сложной сетью морфогенетических корреляций. Факторы эволюции были вскрыты Ч. Дарвином и сводятся к различным формам взаимодействия между организмом и окружающей средой, которые Дарвин назвал борьбой за существование. Жизнь особи неизбежно кончается смертью, которая является последней фазой в истории развития особи, логическим ее завершением. Историческое развитие организмов не ограничено никакими пределами. Даже специализированные формы организмов существуют иногда в течение многих геологических периодов. Между развитием особи и историческим развитием организмов имеются, следовательно, весьма глубокие различия. Закономерности обеих форм развития лежат в совершенно разных плоскостях.

Историческая длительность существования, а также темпы преобразования определенных растений или животных весьма различны, и у нас нет никаких оснований предполагать, что процесс эволюции регулируется только внутренними силами, с неизбежностью ведущими организмы к вымиранию.

С точки зрения теории Дарвина направление эволюционного процесса определяется всегда теми соотношениями, которые устанавливаются между организмом и окружающей его средой. Неуклонность пути эволюции показывает, что именно эти соотношения сдвигаются в одном определенном направлении, и это зависит как от изменений в жизненных условиях, так и от изменений в строении (и функциях) самого организма. Предки лошадей формировались как лесные животные, которые затем очень постепенно переходили к жизни в кустарниках, на лугах и лишь позднее приспособились к жизни в открытой степи. Таким образом, среда изменялась в одном определенном направлении. Соответственно изменялось и строение животного. Его организация в свою очередь обусловливала

и связанность с известной средой. Животное с определенным типом строения не может жить в любой среде, и в выборе последней оно ограничено всей своей организацией. Если эта организация несет черты специализации, то животное обычно неспособно выйти за границы той среды, в которой оно исторически развивалось, и может лишь в ее пределах избрать себе еще более частную среду. Это означает, однако, лишь дальнейшую специализацию. Таким образом, ограничение среды, связанное со специализацией, ведет, как правило, лишь к дальнейшей специализации. Эта прогрессивная специализация определяется предшествующей организацией и не может идти в любых направлениях. Лишь немногие направления эволюции могут дать известные преимущества для специализированного организма в его борьбе за существование. Таким образом, при определенных условиях среды или при определенном изменении ее условий специализированный организм, как правило, будет развиваться также лишь в определенном направлении — в направлении дальнейшей специализации. Это и есть сформулированный Депере закон специализации филогенетических ветвей. Депере почти правильно отмечает, что специализация не затрагивает весь организм в целом. Она касается обычно лишь группы органов, находящихся между собою в более или менее тесной функциональной связи, и выражается в приспособлении к специфическому образу жизни. При этом совершенствуются некоторые определенные функции, обеспечивающие организм более совершенными средствами передвижения в данной среде (быстрый бег, плавание, лазание, прыганье и т. п.), средствами захватывания определенной пищи (специализация зубной системы) и т. п.

Эти закономерности находят совершенно непринужденное объяснение с позиций последовательного дарвинизма.

Отвергая теории направленной эволюции, мы, конечно, не отрицаем фактов существования определенных направлений эволюционного процесса (ортоселекция) и фактов наличия известных закономерностей в смене характерных фаз эволюции отдельных филогенетических ветвей.

Дарвинистская концепция не только не отвергает существования таких закономерностей эволюционного процесса, но, наоборот, всячески их подчеркивает как необходимое следствие дарвиновского понимания эволюции. Целый ряд закономерностей был выдвинут еще самим Ч. Дарвиным. Таков, например, принцип расхождения признаков. Таково понимание приспособительного характера всего эволюционного процесса. Общими закономерностями являются и положение о прогрессивном усложнении организации, и закон необратимости эволюции.

2. ПРОГРЕСС И РЕГРЕСС В ЭВОЛЮЦИИ

> Естественный отбор действует исключительно путем сохранения и накопления изменений, благоприятных при тех органических и неорганических условиях, которым каждое существо подвергается во все периоды своей жизни. Окончательный результат выражается в том, что каждое существо обнаруживает тенденцию делаться более и более совершенным по отношению к окружающим его условиям. Это усовершенствование неизбежно ведет к постепенному повышению организации большей части живых существ во всем мире.
>
> Ч. Дарвин.

> . . . естественный отбор может постепенно приспособлять организмы и к таким положениям, где некоторые органы оказались бы излишними или бесполезными, и в таком случае его действие обнаружится регрессивным движением на низшие ступени организации.
>
> Ч. Дарвин.

Процесс эволюции идет непрерывно под знаком приспособления организмов к окружающим его условиям. При смене условий внешней среды меняются и эти приспособления, в особенности те из них, которые определяются данными частными условиями существования. Наряду с част-

ными и очень специальными приспособлениями развиваются и приспособления более широкого характера, дающие организму общие преимущества в борьбе за существование и не теряющие своего значения при переходе организма из одной среды в другую. В результате в процессе эволюции происходит аккумуляция приспособлений общего характера, более или менее прочно входящих в тип организации данной группы. Таково значение основных систем органов, например жабр как приспособлений к водному дыханию и легких как приспособлений к воздушному дыханию. Подобное же значение имеют органы чувств как приспособления для ориентировки в жизненном пространстве с его врагами и пищевым материалом. То же значение можно приписать и челюстям позвоночных как органам захватывания пищи и т. д. Такая аккумуляция приспособлений широкого значения ведет к общему повышению организации.

Процесс повышения организации и является общей характеристикой эволюции в целом. Это, однако, не значит, что такой процесс идет непрерывно во всех ветвях органического мира и на всех этапах его эволюции. Наблюдаются периоды более бурного подъема организации и периоды спокойного приспособления. В одних ветвях наблюдается известный универсализм приспособлений, в других — быстрая специализация. Наряду с прогрессивным развитием наблюдается иногда и известный застой в эволюции, и даже попятное движение — общий регресс.

В конкретных филогенезах прогрессивные и регрессивные процессы всегда обнаруживают взаимную связь, а иногда и взаимообусловленность. Даже при наиболее выраженном подъеме организации новые приобретения, дающие организму общие преимущества в борьбе за существование, связаны с утерей значения ряда прежних черт организации. Приобретение позвоночника сделало излишним существование хорды; приобретение большой подвижности рыбами и амфибиями было связано с редукцией их кожного панциря; приобретение волосяного покрова млекопитающими сопровождалось утерей роговых чешуй; усовершенствование кровообращения у птиц и у млекопитающих было связано с редукцией дуг аорты и ряда других сосудов. В некоторых случаях проявляется даже необходимость связи между прогрессивными и регрессивными процессами. Это наблюдается во всех случаях замещения старых органов или признаков более новыми приспособлениями — процесса, обозначаемого как субституция органов и функций. Таково замещение хряща костью в скелете позвоночных (гомотопная субституция). Весьма часто происходит замещение одних органов совершенно иными органами, несущими сходные функции (гетеротопная субституция). Такова, например, замена нефридиев как органов выделения мальпигиевыми сосудами у насекомых, замена волосяного покрова, защищающего тело от потери тепла, слоем подкожного жира и замена задних ластов как органов движения хвостовым плавником у китообразных; замена хвостового плавника как органа движения грудными плавниками у скатов. Наконец, еще, быть может, чаще происходит чисто биологическая замена одних органов совершенно другими. Так, у пещерных и подземных животных редукция органов зрения сопровождается компенсаторным развитием иных органов чувств.

С другой стороны, и решительное преобладание регрессивных процессов при переходе к более простым условиям существования вовсе не исключает явлений прогресса. Мы только что упомянули пещерных животных. Можно сослаться на сидячих животных, у которых общий регресс сопровождается прогрессивным развитием аппаратов для привлечения пищевого материала (коловращательные аппараты, сифоны, эндостиль асцидий) и прогрессивным развитием средств защиты (наружный скелет). Даже у паразитов при исключительной глубине их регресса происходит прогрессивное развитие средств прикрепления (присоски, крючки), кожного питания,

полового аппарата. Таким образом, прогресс и регресс органов не исключают, а, наоборот, дополняют друг друга при всех изменениях организмов в течение их исторического развития.

В общей массе организмов видна такая же взаимосвязь прогресса и регресса. Прогрессивное развитие новых форм жизни идет все время за счет вымирания, т. е. биологического регресса устаревших форм. Этот биологический регресс, однако, вовсе не означает общего регресса организации. Наоборот, он может сопровождаться вполне определенным комплексом прогрессивных изменений, отстающих, однако, в темпах их осуществления от требований среды и от темпов эволюции других организмов, выступающих в роли их активных конкурентов. Из этого видно, что мы должны точно разграничить понятия морфофизиологического и биологического прогресса.

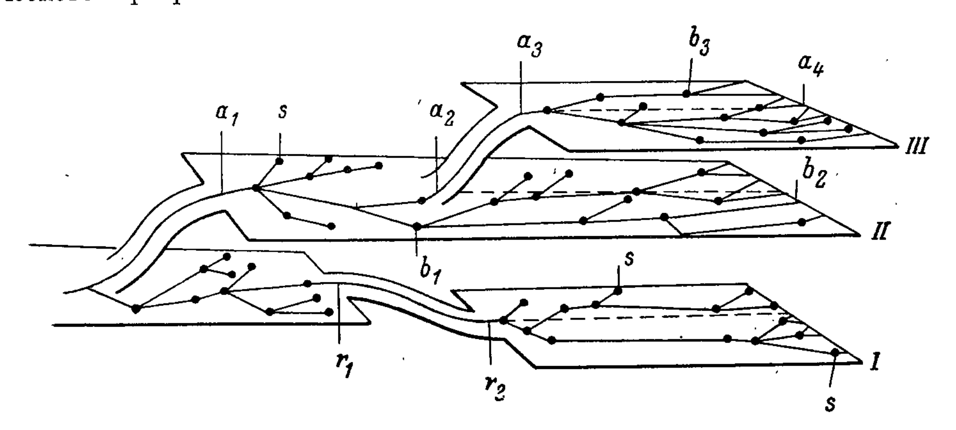


Рис. 163. Схема эволюционных преобразований. (По А. Н. Северцову).

Ароморфозы (*a*) показаны в виде подъема на более высокий уровень (плоскости *II* и *III*); идиоадаптации (алломорфозы) — в виде отклонений в пределах данной плоскости (*b*); специализации (теломорфозы) — *s*; регресс (катаморфоз) отмечен буквами *r* как спуск на ниже лежащую плоскость (*I*).

Понятие морфологического прогресса было уже хорошо проанализировано Дарвином, который считал наиболее удачной в этом отношении формулировку Бэра. По Дарвину, у Бэра под высотой организации понимается «степень дифференцирования частей того же организма (я бы прибавил — во взрослом состоянии) и их специализация по отношению к их различным отправлениям, или, как выразился бы Мильн-Эдвардс, степень полноты физиологического разделения труда». Далее Дарвин пишет, что «мерилом высокой организации мы признаем степень дифференцирования и специализации различных органов взрослого организма (с включением сюда и степени развития мозга, определяющей умственные способности)...».

Так как, однако, дифференциация неизбежно связана с интеграцией специализированных частей и функций, мы с неменьшим основанием можем считать показателем морфофизиологического прогресса и уровень интеграции (см. гл. VI).

Четкие определения биологического прогресса и регресса дал впервые А. Н. Северцов. Мы приводим здесь несколько измененные формулировки этих определений.

Биологический прогресс означает возрастание приспособленности организма к окружающей его среде, ведущее к увеличению численности и более широкому распространению данного вида в пространстве.

Биологическая стабилизация означает поддержание приспособленности организма на известном уровне. Организм изменяется соответственно изменению окружающей среды. Численность его не возрастает, но и не снижается.

Биологический регресс означает снижение приспособленности организма. Организм отстает в темпах эволюции от изменений во внешней среде, и в особенности от темпов эволюции и распространения экологически близких форм. Элиминация возрастает, а численность данного вида уменьшается. Вид или группа видов идет навстречу вымиранию.

Наибольшее значение в эволюции имеет биологический прогресс, так как только те формы, которые идут по пути биологического прогресса, имеют будущее, которое может в дальнейшем привести к более высоким формам жизни. Поэтому представляется существенным произвести анализ тех путей эволюции, которые ведут к биологическому прогрессу, т. е. к победе в борьбе за существование (рис. 163).

Пути биологического прогресса по А. Н. Северцову

1. Морфофизиологический прогресс, или ароморфозы, т. е. приспособительные изменения, при которых общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков повышается.
2. Идиоадаптации, т. е. приспособительные изменения, при которых энергия жизнедеятельности взрослых потомков не повышается, но и не понижается.
3. Ценогенезы, т. е. приспособительные изменения зародышей (и личинок) животных, при которых общая энергия жизнедеятельности и строение взрослых потомков не изменяются, но возрастает число потомков.
4. Общая дегенерация, т. е. приспособительные изменения взрослых потомков, при которых общая энергия жизнедеятельности понижается.

Здесь нужно отметить, что термин «идиоадаптация» не совсем удачен, так как, обозначая буквально видовое, т. е. наследственное, приспособление организма, он с равным успехом мог бы быть применен и ко всем другим путям биологического прогресса. Поэтому мы вводим вместо него новый термин «алломорфоз». Кроме того, ценогенез как приспособления зародыша могут иметь более широкий характер, приближаясь в этом к ароморфозам (например, плацента млекопитающих), либо более узкий характер — идиоадаптаций, и поэтому их следовало бы рассматривать в тех же плоскостях, как алломорфные или ароморфные приспособления, простирающиеся на одну из фаз онтогенеза.

3. ОСНОВНЫЕ ПУТИ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПРОГРЕССА

Первичные организмы имели в высшей степени простое строение. Однако и среда, в которой они тогда обитали, была исключительно простой не только вследствие реальной, т. е. объективной простоты биотической обстановки, но и вследствие очень несложных взаимоотношений между организмом и средой. Организм сам был прост, и благодаря этому и связи его с внешней средой не были дифференцированы. Именно для этого простого организма и среда была очень проста. Но этим условиям существования организм вполне удовлетворял своим строением, своими реакциями, т. е. он был приспособлен к той среде, в которой он обитал. Если же эта среда изменялась, то организм либо изменялся соответственным образом, либо оказывался в этой среде нежизнеспособным и вымирал.

Роль организма в этих изменениях может быть различной. Изменение среды обитания может наступить в результате активной миграции самого организма. Однако среда может измениться и в том случае, если организм остается на месте своего прежнего обитания. Изменение среды не означает, как об этом уже говорилось, только изменения физических условий жизни. Наоборот, гораздо важнее те организмы, которые находятся в этой среде и вступают в определенные взаимоотношения друг с другом. Наконец, и всякое изменение строения и функций самого организма изменяет для него окружающую среду, так как организм входит в иные взаимоотношения с нею, сталкивается с иными факторами среды, иначе их воспринимает и иначе на них реагирует.

В процессе эволюции организмов прогрессивная их дифференциация сопровождается непрерывным усложнением взаимоотношений между организмом и средой. Организм вступает в связь со все новыми сторонами этой среды. Поэтому среда становится для организма все более сложной. Но эта среда с прогрессивной дифференциацией новых форм жизни становится и объективно все более сложной. Смена приспособлений протекает по мере прогрессивной эволюции на все более высоком уровне дифференциации. При этом непрерывно возникают и совершенно новые приспособления как результат освоения организмом новых для него сторон внешней среды (до возникновения, например, органов слуха для организма не существует мира звуков).

При учете взаимной обусловленности изменений организма и среды в их историческом развитии можно говорить о роли процессов возникновения приспособлений (адаптациогенез) различного типа и процессов приспособительного преобразования организмов (адаптациоморфоз) в непрерывном потоке эволюции по пути биологического прогресса и о типичных направлениях этого прогресса.

Мы различаем следующие основные направления биологического прогресса: 1) ароморфоз — расширение жизненных условий, связанное с усложнением организации и повышением жизнедеятельности, т. е. с приобретением приспособлений более общего значения, позволяющих установить связи с новыми сторонами внешней среды; 2) алломорфоз, или смену соотношений со средой, при котором одни приспособления заменяются другими, биологически им равноценными; 3) теломорфоз, или узкое приспособление к частным условиям существования, при котором связи организма со средой становятся более ограниченными, а организм более специализированным; 4) гиперморфоз — нарушение соотношений со средой вследствие быстрого изменения среды и переразвития самого организма в каком-то одном направлении; 5) катаморфоз — переход к более простым соотношениям со средой, связанным с более или менее общим недоразвитием, упрощением строения и дегенерацией; 6) гипоморфоз (частная форма катаморфоза) — недоразвитие организма вследствие сохранения тех соотношений со средой, которые характерны для личинки или молодого организма.

Ароморфоз. Ароморфоз означает усложнение организации (поднятие ее в целом на высший уровень), дающее организму возможность расширить использование внешней среды. Он получает в борьбе за существование преимущества общего характера, не ограниченные какой-либо строго определенной средой, и поэтому приобретает возможность выйти за пределы той среды, в которой жили его предки, и захватить новые, частью весьма отличные области обитания. Такими преимуществами общего характера являются, например, усовершенствование легких у птиц и у млекопитающих, полное разделение артериальной и венозной крови в сердце птиц и млекопитающих, развитие у них же теплокровности.

Ароморфозы представляют собой процессы эволюции, освобождающие организмы от слишком тесных ограничений в связях со средой и как бы подымающие их над многими частными условиями. Организм становится более активным и все более овладевает жизненными средствами окружающей среды. Во всех этих случаях решающее значение имеет уровень дифференцировки и в особенности строгая гармоничность организации, т. е. полная согласованность частей в их жизненных отправлениях. Поэтому при всех крупных ароморфозах ясно выражается преобразование всей организации.

Яркий ароморфоз лежит, например, в основе возникновения млекопитающих. В этом случае общий подъем жизнедеятельности сопровождался приобретением постоянной и притом высокой температуры тела, что связано с возникновением волосяного покрова, прогрессивным развитием легких и кровеносной системы. Сильно развились конечности и их мускулатура, что позволило млекопитающим перейти к более быстрым формам движения. Значительно усовершенствовались органы чувств (обоняния и слуха) и головной мозг, что особенно характерно для млекопитающих, у которых впервые получает большое развитие кора головного мозга как орган, ведающий высшими формами нервной деятельности. Последняя, определяя формы поведения, обеспечила млекопитающим господствующее положение на суше и позволила им широко по ней расселиться. Продвижению в холодные страны способствовало также позднейшее приобретение живорождения. Высокая организация млекопитающих позволила им вернуться в воду, занять и там выдающееся положение (китообразные), а также перейти к передвижению в воздухе и начать здесь конкуренцию с птицами (по крайней мере ночными). Частные ароморфозы лежат в основе происхождения не только классов, но и некоторых отрядов позвоночных (например, бесхвостые амфибии, приматы).

В ароморфозах находит свое высшее выражение творческая сущность эволюционного процесса. Именно так создавались новые формы жизни. Не нужно, однако, думать, что это особый способ эволюции. В основе ароморфозов лежит, как видно из приведенных примеров, обычно одно какое-нибудь частное приобретение, которое при данных условиях среды сразу приводит к крупным преимуществам для организма, ставит его в благоприятные условия размножения, увеличивает его численность и его изменчивость (в благоприятных условиях существования) и тем самым значительно ускоряет темп его дальнейшей эволюции. В этих благоприятных условиях идет затем полная перестройка всей организации. В основе ароморфоза, приведшего к образованию млекопитающих, лежит такое, казалось бы, ничтожное приобретение, как волосяной покров. Все остальное связано уже с вытекающим отсюда уменьшением потери тепла и повышением интенсивности обмена. Именно это дало возможность перейти к большей активности в движениях в преследовании добычи, а следовательно, и к более высоким формам нервной деятельности. Позднейшее приобретение живородности могло быть также полностью использовано лишь при условии постоянной температуры тела, и это же позволило млекопитающим реализовать возможность заселения более холодных стран.

При решении вопроса, какие организмы легче выходят на путь ароморфоза, следует обратить внимание на данные палеонтологии, отмеченные еще Копом и с тех пор многократно подтвержденные. Мало специализированные организмы легче переходят из одной среды в другую. Такие организмы могут выйти из некоторой частной среды в более широкую. Более универсальные, неспециализированные формы, не обладая нигде преимуществами специализированных, находятся всегда в условиях тяжелой борьбы с окружающей средой (в том числе с врагами), но в этой борьбе они непрерывно совершенствуются.

Во всяком случае ароморфозы представляют собой очень важные преобразования, связанные с установлением новых соотношений между организмом и средой. Их нужно рассматривать как важнейшие узловые точки в процессе эволюции организмов, знаменующие подъем на высший уровень организации и установление новых путей для дальнейшей эволюции.

Существенной особенностью ароморфных преобразований является широкий характер соответствующих адаптаций (и коадаптаций), значение которых не исчерпывается той средой, в которой развивается данный организм. Отсюда длительное значение этих приобретений в истории организмов и их постоянное накопление в организации прогрессивных ветвей животного царства.

Алломорфоз. Под алломорфозом мы разумеем преобразования организма, связанные с некоторыми изменениями среды, при которых взаимоотношения с внешней средой сохраняют в общем прежний характер ограниченного приспособления. Это наиболее обычный путь эволюции, при котором организм не испытывает ни значительного усложнения организации, ни ее упрощения. Соответственно и энергия жизнедеятельности остается в основном на прежнем уровне. Одни органы дифференцируются дальше, другие теряют свое значение и редуцируются.

Алломорфоз характеризуется приспособлением организма к изменяющейся среде. Организм получает известные преимущества в борьбе за существование, но эти преимущества носят частный характер: они имеют силу лишь в данной, несколько ограниченной среде обитания данного организма. Наиболее ярко выражаются алломорфные преобразования в тех случаях, когда изменение среды оказывается очень резким.

Скаты произошли несомненно от акулообразных хрящевых рыб с нектонным образом жизни, которые перешли затем к жизни на дне. В связи с этим у них значительно изменилась общая форма тела, произошло его расширение и уплощение. Увеличение сопротивления воды, обусловленное изменением формы тела, привело к иному способу передвижения, при котором использовалась именно эта увеличенная горизонтальная поверхность, образованная за счет разрастания вширь грудных плавников. Хвост как орган движения редуцировался. Перемещение рыбы стало осуществляться за счет своеобразных волнообразных движений грудных плавников. Брызгальца, служащие для всасывания воды, используемой для дыхания, переместились на верхнюю поверхность головы, а жаберные щели, через которые вода выбрасывается наружу, передвинулись на нижнюю поверхность. Питание более твердой пищей (донными ракообразными и моллюсками) привело к развитию плоской, дробящей формы зубов (и в свою очередь ею обусловлено). Малая подвижность организма, лежащего обычно на дне, сделала его более уязвимым для хищников, и в связи с этим развились средства пассивной и активной защиты: покровительственная окраска, крупные чешуи с шипами, хвостовые иглы или, иногда, электрические органы. Произошел целый ряд весьма глубоких преобразований по пути приспособления к новым условиям жизни. Общая организация при этом не усложнилась и не упростилась.

Первые наземные позвоночные широко расселились по суше и при увеличении конкуренции между ними дифференцировались далее на множество форм, приспособленных к различным частным условиям существования. Амфибии сохранили еще связь с водой (по крайней мере в процессах размножения). Рептилии стали вполне сухопутными животными, и хотя процесс их становления мы обозначаем как ароморфоз, последующая радиация протекала путем алломорфозов. Родоначальные формы рептилий ползали по земле. От них произошли формы, перешедшие к быстрому

бегу, скаканию, лазанию по деревьям и даже летанию. Другие формы специализировались в змееобразном ползании, приведшем к подземной жизни. Некоторые вернулись обратно к жизни в воде. При переходе к быстрому бегу усиливались конечности и их пояса, туловище становилось более коротким и поворотливым (териодонты). У скачущих форм особенно удлинялись задние конечности, и в них прогрессивно развивалась плюсна; усиливался крестец (динозавры). У лазающих также удлинялись конечности, а пальцы противополагались таким образом, что могли охватывать ветви деревьев; на них сильно развивались когти или, иногда, присоски (гекконы). При переходе к змееобразному ползанию тело значительно удлинялось, конечности редуцировались.

Во всех этих случаях происходили более или менее значительные перестройки организации, без особого, однако, ее усложнения: Еще более значительны были преобразования при переходе лазающих форм к летанию и при переходе ползающих по земле рептилий к плаванию в воде. Приспособление к водной жизни сопровождалось преобразованием парных конечностей в плавникообразные ласты, которые достигали у плезиозавров огромных размеров. У ихтиозавров в качестве органа движения развился хвостовой плавник и тело приняло веретеновидную форму. Другие водные рептилии приобрели длинную, змееобразную форму. Во всех этих случаях приспособление к плаванию осуществлялось различными путями. При всех названных преобразованиях рептилий, сопровождавших их адаптивную радиацию, часть эктосоматических органов преобразовывалась особенно значительно (органы движения), другие изменялись в меньшей мере, но общая организация рептилий не повышалась, но и не подвергалась заметным регрессивным изменениям. Такие же алломорфные изменения происходили и при адаптивной радиации млекопитающих.

Алломорфные изменения не ограничиваются какой-либо одной фазой жизни. Как и всегда, эволюирует весь онтогенез и организм перестраивается в процессе приспособления к иной среде на всех стадиях своего индивидуального развития. Поэтому изменяется не только организация взрослого животного соответственно той среде, в которой он находится, но и организация зародыша, личинки и молоди также подвергается приспособительным изменениям. Эти приспособительные изменения определяются (для каждой стадии развития!) конкретными взаимозависимостями развивающегося организма с той специфической средой, в которой он развивается. Такие приспособительные изменения называют обычно ценогенезами. Сюда входят приспособления эмбриона (эмбриоадаптации), личиночные приспособления и приспособления молоди. Все эти преобразования связаны с факторами среды обитания зародыша или личинки и должны быть обозначены как алломорфные приобретения.

В некоторых случаях, однако, не так легко провести ясную грань между ароморфозами и алломорфозами. Так, например, в приспособлении ископаемых летающих ящеров (птерозавров) к жизни в воздушной среде мы видим в общем типичный алломорфоз. Однако весьма вероятно, что большая трата энергии, связанная с активным передвижением по воздуху, потребовала и увеличения газообмена, т. е. прогрессивного развития легких и органов кровообращения. В таком случае, вероятно, произошла и интенсификация обмена веществ. То, что в отношении птерозавров является лишь предположением, оказывается бесспорным для птиц, и в процессе их развития виден несомненный ароморфоз. Однако и у птиц многие преобразования имеют характер простого приспособления к летанию, т. е. могут быть обозначены как алломорфные приобретения. Поэтому при оценке преобразований всего организма в целом приходится учитывать главным образом значение тех преобразований, которые имели ве-

дущее значение и обеспечили победу данной группы в борьбе за существование.

Как видно из наших примеров, не всегда можно дать совершенно объективную и простую характеристику путей эволюции. В конкретной эволюции всегда переплетаются явления прогрессивного и регрессивного развития. Нельзя говорить ни об абсолютном прогрессе, ни об абсолютном регрессе. Точно так же нельзя провести резкой границы между явлениями ароморфоза, алломорфоза и теломорфоза, хотя в типичной форме эти пути различаются совершенно ясно.

В заключение отметим еще, что у нас нет никаких данных, которые указывали бы на то, что эволюция путем алломорфозов ограничена какими-либо пределами. Одни алломорфные изменения могут, очевидно, неограниченное число раз заменяться другими. При этом одни адаптации преобразовываются соответственно требованиям новых соотношений с внешней средой, другие возникают заново, а третьи, утратив в этой среде свое значение, исчезают бесследно.

Теломорфоз. Под теломорфозом мы понимаем специализацию организма, связанную с переходом от более общей среды к частной, более ограниченной. При этом происходит одностороннее развитие некоторых органов и частичная редукция других. Прогрессивная дифференциация ограничивается теми частями организма, которые его связывают со своеобразными условиями данной частной среды. Организация в целом остается на исходном уровне или испытывает даже некоторое упрощение.

В качестве примеров специализированных организмов можно было бы привести очень много чрезвычайно характерных представителей ракообразных, пауков, насекомых, моллюсков, которые нередко занимают крайне ограниченные экологические ниши. Мы остановимся лишь на позвоночных. Из них круглоротые остановились на очень низкой ступени организации. Частью они испытали регрессивное развитие, но в основном представляют яркий пример специализации — приспособления к своеобразному полупаразитическому питанию. Миноги и миксины присасываются к рыбам, прогрызают их кожу и высасывают затем измельченные мышцы с кровью и тканевыми соками. Соответственно у них односторонне развит губной сосательный аппарат и поршнеобразный язык с сильной мускулатурой и богатым вооружением. Из органов чувств очень высоко развит орган обоняния. Другие органы чувств редуцированы. Редуцирован также скелет.

Из хрящевых рыб особенно специализированы химеры. По образу жизни они являются донными, довольно глубоководными рыбами, питающимися моллюсками и ракообразными. Соответственно роду питания очень твердой пищей у них весьма специализировался челюстной аппарат: зубы представлены большими дробящими пластинками, а короткие массивные челюсти прочно укреплены на черепе (верхняя челюсть полностью срастается с черепной коробкой). Весьма специализированными рыбами являются двоякодышащие (рис. 23). Хотя они сохраняют во многом примитивное строение и обнаруживают также некоторые черты прогрессивной дифференцировки (в нервной и кровеносной системах), а частью и явления редукции (в костном скелете), их зубной аппарат служит примером крайне одностороннего развития: зубы слились в большие пластинки сложного строения, лежащие по внутреннему краю нижней челюсти и на нёбе. Двоякодышащие питаются водорослями и сидящими на них моллюсками, и их челюсти прочно укреплены на черепе (верхняя челюсть сращена с черепом). Много специализированных форм наблюдается и у костистых рыб.

Среди рептилий имеется много весьма интересных форм, в том числе и роющие (амфисбены). Очень своеобразны черепахи, а змеи вообще могут

рассматриваться как чрезвычайно специализированные организмы. В высшей степени специализированы хамелеоны (рис. 93). Последние живут в своеобразно ограниченной жизненной обстановке — исключительно на тонких ветвях тропических деревьев, и вся их организация прекрасно приспособлена именно к этой жизни. Длинные хватательные конечности, цепкий хвост, плавные движения, длинный, клейкий на конце язык, выбрасываемый на большое расстояние, и покровительственная окраска вместе со свободно вращающимися глазами представляют комплекс приспособлений для ловли насекомых в густой листве деревьев, т. е. в местах, недоступных для большинства других позвоночных животных. Наряду с признаками строгой специализации хамелеоны сохраняют и некоторые примитивные черты, как например двояковогнутую форму тел позвонков.

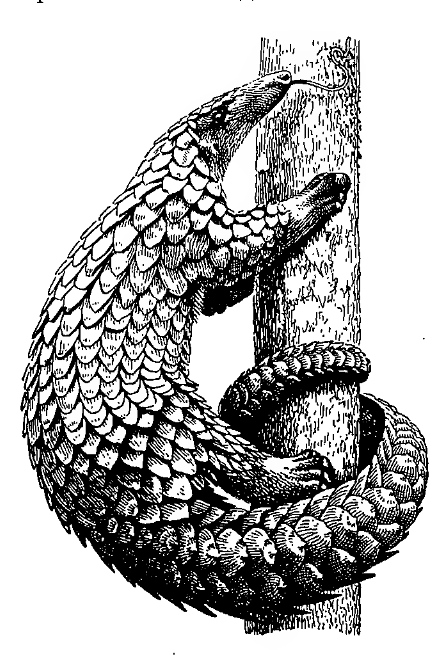


Рис. 164. Панголин (*Manis*).

Пример млекопитающего с крайней специализацией питания (мелкими насекомыми).

Среди птиц имеется также немало специализированных форм. Так, например, дятлы приспособились к совершенно своеобразному добыванию насекомых путем долбления коры деревьев. Соответственно у них специализированы конечности, приспособленные для лазания (два пальца противопоставлены двум другим), хвост при этом служит подпоркой. Клюв и череп связаны очень прочно, клюв прямой, острый и у основания широкий. Язык очень длинный, червеобразный, на конце заостренный. Он далеко выдвигается для извлечения насекомых благодаря сильному развитию рожков подъязычного аппарата.

Из млекопитающих можно отметить ленивца, питающегося листьями на ветвях деревьев, муравьеда, панголина (рис. 164), специализация которых также обусловлена весьма ограниченным родом пищи, броненосцев, кротов с их подземным образом жизни и многих других. Во всех этих случаях имеются весьма своеобразные черты, связанные с особенностями жизненной обстановки, известная отсталость общей организации и частью — явления редукции. Одностороннее развитие некоторых органов нередко ясно указывает на крайние степени специализации. Таковы, например, огромные клыки у вымерших саблезубых кошек (*Machairodus*, *Smilodon*; рис. 165), сложные коренные зубы или колоссальные бивни некоторых слонов.

Мы определили теломорфоз как специализацию организма, связанную с ограничением условий существования более узкими пределами. Естественно, что специализация выражается тем резче, чем своеобразнее эта особая среда обитания. Одностороннее развитие одних органов при этом нередко сопровождается редукцией других. Если же внешняя среда не только своеобразна, но и упрощена, то явления редукции сказываются еще более резко. Чем более простой становится среда для организма, тем более упрощается и сама организация. При переходе к жизни в крайне простых условиях существования организм подвергается весьма значительному регрессу, ведущему к почти общей дегенерации (катаморфоз).

Таким образом, между теломорфозом и катаморфозом также нельзя провести четкой границы. В конкретной эволюции явления специализации и дегенерации иногда так сложно переплетаются, что вопрос о ведущих явлениях нередко разрешается субъективно. Типические случаи теломорфоза и катаморфоза обладают достаточно яркой характеристикой, однако нужно помнить, что частные явления редукции наблюдаются при любых путях эволюции. При катаморфозе они лишь решительно доминируют над другими процессами.

Специализированные организмы тесно связаны с ограниченной средой и теряют поэтому свою пластичность. Теломорфоз закрывает многие возможности дальнейшей эволюции. Поэтому и вопрос о прогрессивной специализации организмов сближается с вопросом об их вымирании.

Гиперморфоз. Мы определяем гиперморфоз как переразвитие самого организма, связанное с изменением внешней среды и ведущее к нарушению нормальных между ними соотношений. При дарвиновском понимании эволюции, руководимой переживанием наиболее приспособленного, вся она является в целом адаптивной. Это, однако, не значит, что организация всегда изменяется вполне согласованно во всех своих частях. Переживание наиболее приспособленного вовсе не означает переживания вполне приспособленного. Это лишь наиболее совершенная организация из числа фактически имеющихся. По существу она может оказаться весьма несовершенной.

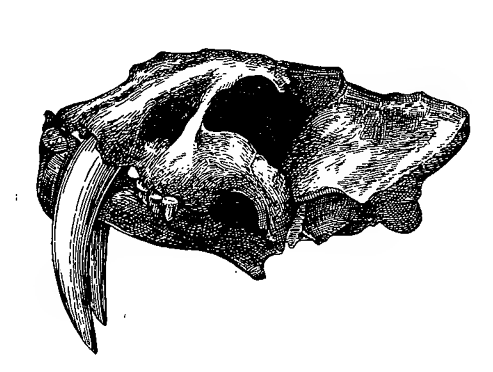


Рис. 165. Череп саблезубой кошки *Smilodon*.

Пример крайней специализации хищника — чрезмерное развитие клыков.

Рис. 166. Череп бабируссы (*Babyrussa babyrussa*).

Чрезмерное развитие клыков.

Приспособление всего организма в целом может сопровождаться в некоторых пределах и нарушением его частных соотношений с факторами внешней среды. Возможность гиперморфоза, т. е. развития за пределы целесообразного (гипертелия Копа), обычно «объясняется» существованием особых внутренних факторов, направляющих развитие по определенному руслу. Основные доказательства существования автогенного ортогенеза как раз и сводятся к ссылкам на явления переразвития, т. е. инадаптивного развития, ведущего рано или поздно к вымиранию. При описании теломорфоза мы встречались с явлениями одностороннего развития органов, но тогда шла речь о специализации, т. е. максимальном приспособлении к ограниченным условиям. Теперь следует рассмотреть развитие признаков и органов, не имеющих явно приспособительного значения или даже, наоборот, являющихся как будто бы помехой для организма, как чрезмерно развитые клыки бабируссы (рис. 166) или колоссальные рога гигантского оленя (*Megaceros eurycerus*; рис. 167) четвертичного времени, или наконец, огромные бивни и общий гигантизм многих слонов.

С точки зрения теории Дарвина такие процессы могут быть объяснены только известной прочностью коррелятивных связей организма, благодаря которой прогрессивное и адаптивное изменение всего организма в целом неизбежно сопровождается изменением некоторых других частей, оказывающимся неблагоприятным в данных условиях существования (хотя проистекающий от этого вред полностью перекрывается указанными адаптивными изменениями).

Раньше уже отмечалась закономерность общего увеличения роста, которая нередко наблюдается в отдельных филогенетических ветвях (см. гл. IX, 1). Это увеличение размеров в общем является, очевидно, адаптивным и определяется многими моментами (крупные яйца и более развитые детеныши больших животных, более экономный обмен веществ, сокращение потери тепла у теплокровных, лучшая защита от хищников или бо́льшие возможности для хищника).

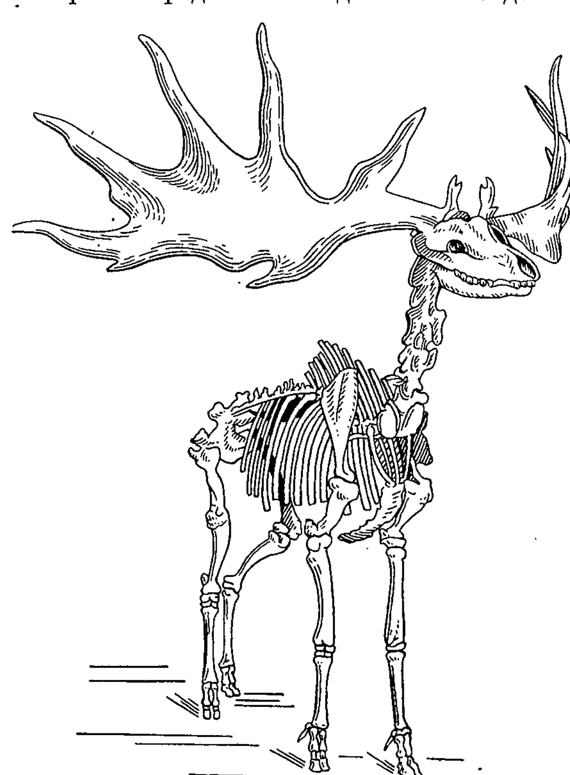


Рис. 167. Гигантский ископаемый олень *Megaceros* (из плейстоцена) с исключительным развитием рогов. (Из Рейнольдса).

Однако одновременно, как раз в рядах форм возрастающей величины, нередко намечаются и неблагоприятные явления. Возрастание общей величины тела никогда не бывает пропорциональным, и наиболее дифференцированные части, как например головной мозг, при этом сильно отстают в росте от остального тела.

Во время индивидуального развития происходит всегда вполне закономерное изменение пропорций. Филогенетическое увеличение размеров покоится на продлении индивидуального роста за прежние пределы. Простое продление (или ускорение) роста никогда, однако, не ведет к пропорциональному увеличению размеров отдельных частей тела. Пропорциональное увеличение общих размеров тела в течение эволюции возможно лишь при непрерывной перестройке всей системы корреляций, которые определяют нормальные пропорции частей. Такая перестройка требует известного времени, и поэтому быстрое увеличение размеров тела в филогенетическом развитии не бывает вполне координированным.

Быстрое увеличение общих размеров тела в течение эволюции известной органической формы, сопровождаемое нарушением координаций, нужно поэтому считать частным случаем переразвития, т. е. гиперморфоза.

Очевидно, сюда следует отнести возрастание общих размеров тела у некоторых динозавров. Крупные динозавры поражают своими диспропорциями, и в частности малой величиной головы, которой соответствовал ничтожный объем головного мозга. Размеры головы и головного мозга по отношению к телу всегда уменьшаются в течение индивидуального роста. Здесь та же самая закономерность перенесена и на филогенетический рост, без заметных коррективов. Это указывает на то, что возрастание величины в данном случае есть результат простого продления периода роста животного, без достаточной перестройки корреляций, определяющих относительные размеры частей организма. Нужно думать, что относительно ничтожные размеры головного мозга у крупных динозавров создавали для них в известных отношениях неблагоприятные условия в борьбе за существование. Очевидно, однако, что крупные размеры тела давали вместе с тем некоторые преимущества, которые при данных условиях жизни с избытком перекрывали недостатки, создаваемые неправильной координацией частей организма.

По мере увеличения размеров тела иногда непропорционально разрастаются (аллометрический рост) различные кожные образования. Так произошло с рогами и кожными окостенениями цератопсид, достигшими максимального развития у известного *Triceratops* — огромного динозавра из верхнего мела. Точно так же были непомерно увеличены кожные окостенения, образовывавшие гребень вдоль спины у стегозавров (рис. 168).

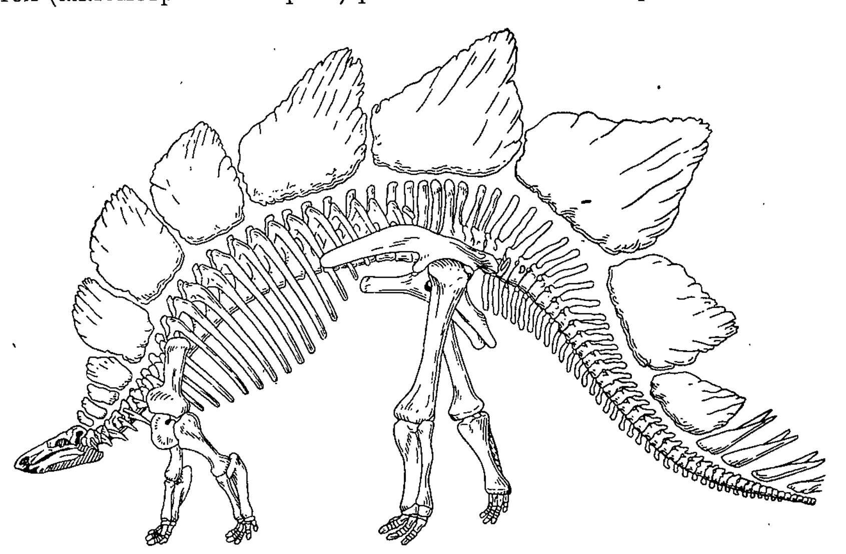


Рис. 168. Скелет стегозавра.

Крайнее развитие защитных образований.

Эти явления непропорционального разрастания кожных образований обусловлены сохранением закономерностей онтогенетического развития (с его системой корреляций) в быстрых филогенетических преобразованиях. Мы знаем, что как раз поздно закладывающиеся кожные образования растут обычно с большой скоростью. Продление индивидуального роста за прежние пределы приводит поэтому к возрастанию относительных размеров этих частей. Закономерности непропорционального роста хорошо изучены (они определяются формулой $w=vp^q$, в которой w и v означают размеры сравниваемых частей). Возрастание величины рогов в ряду представителей ископаемых титанотериев подчиняется именно этой закономерности. Это показывает, что у титанотериев, а вероятно, и у многих других животных быстрое увеличение размеров тела в филогенетическом ряду представляет результат все большего продления индивидуального роста с сохранением его закономерностей, т. е. с сохранением той системы корреляций, которая определяет относительный рост частей у исходных форм.

Возможно, что то же самое объяснение непропорциональным ростом частей может быть приложено и к таким процессам, как возрастание величины бивней у слонов, величины клыков у саблезубой кошки и у бабируссы и величины рогов у гигантского ископаемого оленя. И здесь эти явления сопутствуют общему увеличению размеров тела и только выделяются своей особенно яркой непропорциональностью.

Однако в этих случаях можно думать и об иных факторах. Дело в том, что рога оленей, клыки бабируссы и бивни слонов представляют вторичные половые признаки, развивающиеся частично под влиянием половых гормонов. Поэтому эти признаки могли образоваться в результате полового отбора, в особенности у полигамов. При переходе стадного животного к полигамии у самцов, очевидно, прогрессивно развивались половые железы и их внутрисекреторная функция. Это в свою очередь могло привести к усиленному развитию зависимых вторичных половых признаков. Конечно, и это предполагает сохранение существующих между ними корреляций.

В гиперморфозе мы не имеем особенно распространенного направления эволюционного процесса. Явления переразвития представляют лишь частное выражение случаев очень быстрой эволюции, идущей по пути одностороннего преобразования в направлении, диктуемом своеобразными условиями борьбы за существование. Только при такой быстрой эволюции возможно сохранение неизменными некоторых прежних корреляций, определяющих относительный рост органов. Сохранение же прежних корреляций в условиях измененного организма неизбежно означает нарушение координаций частей между собой и с внешней средой. Быстрая эволюция бывает поэтому в некоторых отношениях инадаптивной.

Общая организация в целом изменяется, как и всегда, приспособительно, и при данных условиях организму, быть может, ничто еще не угрожает, но сама быстрота одностороннего изменения указывает на быстрое изменение жизненных условий (в особенности также на увеличение истребляемости молоди). В таком случае специализированному организму всегда угрожает опасность отстать от темпов изменения среды.

Мы рассматриваем явления гиперморфоза, т. е. переразвития, не как причину вымирания, а как симптом, как показатель того, что организм в своих изменениях не поспевает за темпами изменения жизненных условий, что эти последние начинают складываться для него неблагоприятно. Хотя явления гигантизма и эксцессивного роста некоторых кожных образований и объясняются сохранением существующих корреляций, т. е. внутренними факторами, все же эволюция организма в целом определяется его конкретными соотношениями с внешней средой. Нельзя видеть в гиперморфозе доказательства направляющей роли внутренних факторов в процессе эволюции. Наоборот, внутренние, т. е. наследственные факторы (в том числе система корреляций) оказываются и здесь в роли тормоза, помехи, ограничивающей свободу эволюционного процесса, руководимого конкретными взаимозависимостями между организмом и средой и осуществляемого через естественный отбор наиболее приспособленных особей.

Катаморфоз. Катаморфоз означает регрессивные изменения организма, связанные с переходом к более простым взаимоотношениям со средой и с общим понижением жизнедеятельности.

Конечно, в процессе эволюции по пути катаморфоза организм также получает известные преимущества в борьбе за существование, но эти преимущества ограничиваются пределами очень скромных, очень простых условий данной внешней среды. Целый ряд органов (и в первую очередь эктосоматических) становится излишним и редуцируется. Одновременно исчезают и все функционально с ними связанные части. Процессу редукции сопутствует процесс распада соответствующих корреляций, определявших развитие этих частей.

Мы знаем, что мутации, характеризуемые проявлениями недоразвития, в высшей степени распространены, и если они в процессе эволюции беспрепятственно накапливаются, то насыщение ими всей популяции, а вместе с тем и дальнейшее их накопление в определенном направлении будет идти с огромной скоростью. Это создает генетическую базу для регрессивных изменений, которые могут очень быстро привести не только к редукции отдельных органов, но и к заметной дегенерации всего организма.

Упрощение среды при катаморфозе не означает обязательно объективного ограничения этой среды узкими пределами, как при специализации, а главным образом лишь упрощение соотношений между организмом и средой. Такое упрощение соотношений можно обозначить даже, наоборот, как деспециализацию. В данном случае деспециализация связана с особыми условиями борьбы за существование, при которых частные приспособления теряют свою значимость, когда элиминация (главным образом хищниками и паразитами) теряет избирательный характер вследствие возрастающей беспомощности организма, отвечающего на истребляемость лишь увеличением плодовитости.

Примерами катаморфоза могут служить все явления перехода от более активной жизни к менее активной, от активного питания к пассивному, от жизни в открытых пространствах к скрытой, защищенной жизни (в грунте, в растительных тканях), от самостоятельного движения к сидячему образу жизни и т. п. Можно указать не только отдельных представителей животного царства, но и целые группы, происшедшие путем катаморфоза от выше стоящих форм. Из червей таковы бесспорно динофилиды (Dinophilidae), вероятно эхиуриды (Echiuridae с известным представителем *Bonellia*), коловратки (Rotatoria), мшанки (Bryozoa), из раков, очевидно, ветвистоусые (Cladocera), усоногие (Cirripedia), из паукообразных — клещи (Acarina), тихоходки (Tardigrada), из насекомых — тли (Aphidae), червецы (Coccidae), из полухордовых — птеробранхии (Pterobranchia), из хордовых — оболочники (Tunicata; рис. 20), быть может, также ланцетник.

В большинстве случаев в основе регрессивной эволюции, приведшей к образованию целых групп катаморфных организмов, лежит переход к сидячей или малоподвижной жизни. Нередко непосредственным поводом для катаморфных изменений служило общее измельчание организмов данной группы, дававшее возможность вести более скрытый образ жизни (коловратки, динофилиды, ветвистоусые раки, особенно клещи). Уменьшение общих размеров тела определяется в этом случае биологическими условиями. Однако оно само ведет к неполноте дифференцировки вследствие выпадения некоторых условий для ее осуществления.

Гипоморфоз. В других случаях еще ярче выступает именно общее недоразвитие всего организма. Это в особенности происходило при выпадении той смены среды, которая была характерна для полного развития и созревания родоначальных форм. Организм, переходивший во время последних фаз онтогенеза в другую среду, начинает преждевременно созревать уже в той среде, в которой раньше развивалась только личинка. По-видимому, такая форма катаморфоза, выражающаяся в типичном недоразвитии, имела довольно большое значение в процессе эволюции. Ее можно выделить под названием гипоморфоза.

Определяется такое направление эволюционного процесса, конечно, тем, что при меняющейся обстановке личинка оказалась в условиях более обеспеченной жизни, чем взрослое животное (в его среде). Из позвоночных примеры такого рода известны для хвостатых амфибий, причем в некоторых случаях этот процесс разыгрывается на наших, так сказать

глазах. У обыкновенного аксолотля (*Ambystoma mexicanum* s. *tigrinum*) личинка нормально становится половозрелой. Животное в этом случае не метаморфизирует, а остается на всю жизнь водным животным с наружными жабрами, хвостовым плавником и другими приспособлениями к водной среде. Взрослая фаза сухопутного животного, однако, еще не вполне утеряна. Иногда метаморфоз наступает еще вследствие внутренних причин и во всяком случае его можно вызвать экспериментально при введении препаратов щитовидной железы. У так называемых постоянножаберных амфибий, к каковым относятся известный пещерный протей (*Proteus anguineus*), менобранх (*Menobranchus lateralis*), слепой тритон (*Thyphlomolge rathbuni*), сирена (*Siren lacertina*) и др., способность к метаморфозу полностью утрачена (рис. 169). Постоянножаберные амфибии представляют собой половозрелых личинок, т. е. недоразвитых особей, которые уже не могут превращаться в наземное животное. Неотения, как явление случайное у многих амфибий и обычное у амблистом, становится у постоянножаберных амфибий наследственной особенностью.

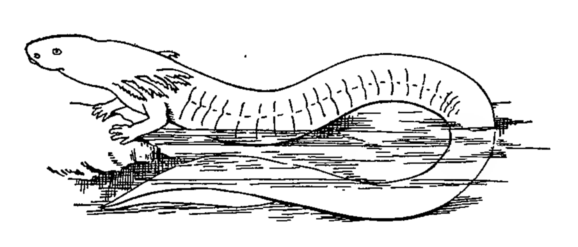


Рис. 169. Постоянножаберная амфибия сирена (*Siren lacertina*).

Пример гипоморфоза, связанного с возвращением в водную среду, в которой нормально живут личинки амфибий.

Так как вообще личиночные формы обычно построены проще, чем взрослые, то в результате гипоморфоза (постоянной неотении) имеется вторичное упрощение организации, как бы частичное обращение процесса эволюции. Особенно важно, что при гипоморфозе происходит недоразвитие тех признаков организации, которые развиваются позже всего, т. е. наиболее специальных. Следовательно, гипоморфоз связан с утерей многих признаков специализации.

В некоторых случаях явления недоразвития создают подходящую базу для прогрессивного развития. Долгое незарастание лобного шва на черепе человека дает необходимые условия для продления роста головного мозга, т. е. для его дальнейшего прогрессирования. Некоторые авторы (L. Bolk и др.) считают, что такие явления недоразвития (обозначаемые как фетализация) играли большую роль в процессе становления человека.

Другие авторы идут еще дальше и полагают, что процессы общего недоразвития специализированного организма, устраняя его признаки специализации, создают необходимую основу для нового прогресса в любом ином направлении.

Аппендикулярии являются не просто гипоморфными формами асцидий. Они не остановились на личиночной стадии развития своих предков, а пошли вновь по пути прогрессивной эволюции, но в совершенно новом направлении — свободноплавающего организма, защищенного своеобразным домиком.

В. Гарстанг (W. Garstang) и Г. де Бер развили на основании подобных фактов свою теорию происхождения больших групп животного царства путем педоморфоза.

Дело в том, что с явлениями гипоморфоза связана интересная особенность. Так как гипоморфоз покоится на выпадении последних стадий развития, то у животных, происшедших путем гипоморфоза, полностью исчезают признаки взрослых предков, а вместе с тем и многие процессы более позднего онтогенеза, которые могли бы дать указания на происхождение

этих животных. Кроме того, в этом случае нет и промежуточных взрослых форм (так как взрослая фаза внезапно оборвалась). Поэтому ни эмбриологические, ни сравнительно-анатомические, ни даже палеонтологические данные не могут дать надежных указаний на происхождение гипоморфных животных (некоторые указания общего характера могли бы дать только сравнительно-эмбриологические исследования). Если бы мы знали, например, только взрослых амблистом и взрослых аксолотлей, то не могли бы судить об их принадлежности к одному виду. Мы бы даже не подозревали об их близком родстве. Сравнительная анатомия оказалась бы здесь беспомощной. История развития аксолотля также не дала бы нам указаний на его происхождение. Не помогла бы и палеонтология, так как между аксолотлями и амблистомами всегда остался бы разрыв.

Таким образом Гарстанг и де Бер пытаются объяснить отсутствие переходных форм между типами животного царства. В частности, предполагается, что, например, насекомые произошли путем педоморфоза от личинок многоножек. Действительно, у личинок некоторых многоножек (Diplopoda) сначала развиваются лишь три пары ног (рис. 170), и в таком виде они весьма напоминают бескрылых насекомых — аптеригот (рис. 171).

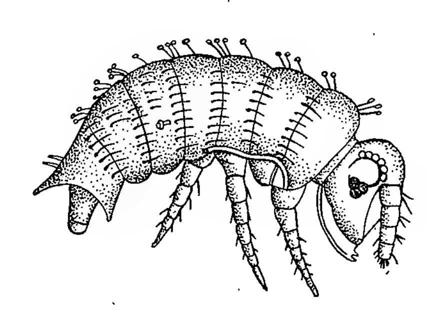


Рис. 170. Личинка многоножки *Polydesmus* с тремя парами конечностей.

Предполагается, что насекомые могли произойти от многоножек путем педоморфоза.

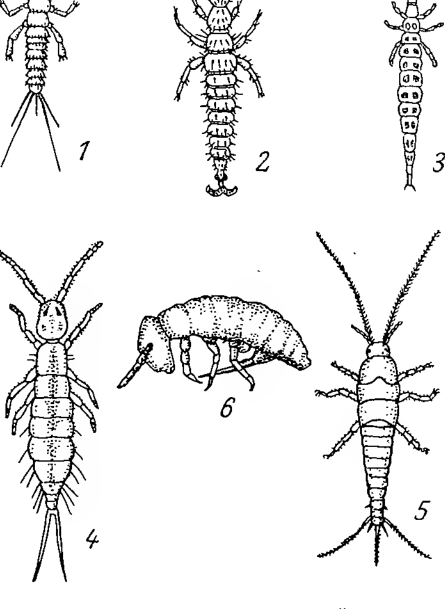


Рис. 171. Примеры гипоморфоза, связанного с измельчанием бескрылых насекомых (Apterygota).

1 — камподеовидная первая личинка (триунгулин) жука-майки (*Meloë* sp.), ×30; *2*, *3* — личинки сетчатокрылых: верблюдки (*Osmylus chrysops*) и мантиспы (*Mantispa* sp.); *4* — взрослое бескрылое насекомое вилохвостка (*Isotoma viridis*), ×15; *5* — чешуйница сахарная (*Lepisma saccharina*), ×5; *6* — взрослое бескрылое насекомое ногохвостка (*Collembola* sp.), ×35.

Гарстанг идет и дальше. Он полагает, что хордовые животные произошли путем педоморфоза от личинок иглокожих, которые достигали половозрелого состояния до метаморфоза.

Вряд ли у нас есть основание настолько расширять значение процессов катаморфоза, и в частности гипоморфоза, как это делает Гарстанг. Однако мы не будем полностью отрицать возможности частичного обращения развития или «омоложения» специализированного организма. Представлению о необратимости эволюции это ни в какой мере не противоречит, так как никакого возврата к прежнему положению здесь, конечно, нет, и неотеничная форма ни в коем случае не идентична какой-либо пред-

ковой форме. На самом деле имеется лишь вторичное упрощение строения, основанное на остановке в индивидуальном развитии. Этим, конечно, не достигается возврат к исходным примитивным формам. Современные постоянножаберные амфибии сильно упрощены вследствие гипоморфоза. Они этим, однако, нисколько не приблизились по своему строению ни к стегоцефалам, ни к кистеперым рыбам, ни к каким-либо иным предковым формам (даже близким). И даже наоборот — они еще более от них удалились. К личинкам далеких предков они, конечно, стали ближе, чем исходная взрослая форма. Но все же они еще ближе по своей организации к личинкам своих ближайших предков.

Если мы примем возможность катаморфоза и гипоморфоза с последующей затем прогрессивной эволюцией даже в значительно более ограниченном масштабе, чем это делают указанные авторы, то все же за этими явлениями остается довольно большое поле в процессе смены органических форм. Очевидно, некоторые группы животного царства действительно образовались в результате процессов катаморфоза (эхиуриды, коловратки, мшанки, клещи, аптериготы, птеробранхии, оболочники). Вопрос заключается лишь в том, насколько такие группы способны к новому возрождению по пути дальнейшей прогрессивной эволюции. Факты, по-видимому, говорят против такой возможности. Общая деградация никогда еще не выводила организм на путь нового морфофизиологического прогресса.

Если же говорить лишь о некоторых признаках специализации, то возможность их утраты может иметь очень большое значение именно для прогрессивной эволюции организмов. В результате катаморфоза не слишком специализированные организмы действительно могут утерять те черты специализации, которые их прочно связывали с частными условиями внешней среды. Если они при этом приобретают известные преимущества в результате одновременно идущих процессов прогрессивного развития, то перед такими деспециализированными организмами открывается возможность расширения своего местообитания за пределы прежней среды.

Вопрос о роли неспециализированных организмов в прогрессивной эволюции выступает в новом свете. Неспециализация не является обязательно результатом сохранения исходных индифферентных состояний, но может и вторично возникнуть в результате утери признаков специализации при явлениях катаморфоза.

4. ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ РАЗЛИЧНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Творческим фактором эволюции, его основной движущей силой, является естественный отбор, т. е. переживание наиболее приспособленных особей. Направление естественного отбора, а следовательно, и направление эволюционного процесса, определяется конкретными формами взаимодействия между организмом и внешней средой, теми сложными соотношениями, которые Дарвин назвал борьбой за существование. Каковы же те конкретные формы борьбы за существование (элиминации и соревнования), которые ответственны за рассмотренные нами основные направления эволюции?

1. Если жизненные условия в местах обитания известного организма весьма разнообразны, т. е. организм активно меняет свое местопребывание и входит в столкновение с многочисленными физическими и биотическими факторами при полной обеспеченности жизненными средствами (т. е. борьба за существование имеет характер прямой индивидуальной

элиминации), то в процессе естественного отбора будут сохраняться для размножения особи, наиболее жизнеспособные именно в этих разнообразных условиях существования. Наибольшее значение приобретает не приспособленность к частным внешним условиям (поскольку они изменчивы), а адаптации широкого значения, и в особенности внутренняя слаженность частей организма, приспособленного к очень широким условиям разнообразной жизненной обстановки.

Обеспеченность жизненными средствами и отсутствие острой конкуренции поддерживают индивидуальную изменчивость на довольно высоком уровне. Организм приобретает в процессе накопления мутаций высокую пластичность (мобильность). При большой прямой истребляемости идет и отбор на повышение плодовитости. Таким образом, имеются налицо все условия для быстрой прогрессивной эволюции: большая изменчивость, интенсивный отбор и быстрая смена поколений. Если отбор идет по линии повышения жизнеспособности в разнообразных условиях среды, то возможно повышение организации с приобретением более широких адаптаций. Эволюция может приобрести характер ароморфоза, т. е. привести к расширению среды обитания с использованием совершенно новых возможностей.

Само собой разумеется, что это направление эволюции касается организма на всех этапах его развития, т. е. целых онтогенезов. Оно может привести также к усовершенствованию эмбрионального (например, живородность) или личиночного развития, которое дает организму новые возможности.

Примером направления эволюции по пути ароморфоза могут служить мезозойские млекопитающие. Очень небольшие и, очевидно, очень плодовитые животные, вполне обеспеченные пищевым материалом (насекомыми и яйцами рептилий), они сильно истреблялись во всех возрастах как климатическими факторами — при вероятном отсутствии живородности и достаточной заботы о потомстве, так и врагами (хищными динозаврами). В жестокой борьбе за существование, но без принижающей конкуренции они быстро повышали свою организацию. В особенности развивались головной мозг, органы чувств, органы дыхания и кровообращения; увеличилась общая активность животного. Позднее развились живорождение и особая форма заботы о потомстве (кормление молоком). Млекопитающие поднялись на высшую ступень эволюции.

Когда, таким образом, при повышении их организации уменьшилась истребляемость, численность млекопитающих стала возрастать. Этому увеличению численности способствовало и улучшение общих условий жизни и питания в начале третичного периода. Распространение высших растений, а благодаря этому и многочисленных насекомых, способствовало значительному возрастанию пищевых ресурсов. Борьба продолжала идти под знаком прямой элиминации, поддерживавшей высокие темпы эволюции и высокую пластичность примитивных млекопитающих. С возрастанием численности начались затем дифференциация и приспособление к частным условиям существования (алломорфоз). Это устраняло остроту начинающейся взаимной конкуренции. Однако по мере дальнейшего увеличения численности все же вновь возрастала и косвенная элиминация (активная конкуренция) со всеми ее последствиями (теломорфоз).

Во всех тех случаях, когда нарождается действительно новая форма, она не обладает преимуществами имеющихся уже специализированных форм и неизбежно сильно истребляется. Однако именно благодаря отсутствию специализации она может занять новое место в природе, еще не занятое другими организмами или освобожденное вследствие вымирания специализированных форм при быстрых изменениях жизненных условий. Если организм попадает в этом новом месте в благоприятные

условия питания, то он может очень быстро пойти по указанному пути прогрессивной эволюции, характеризующему ароморфоз.

2. Если жизненные условия обладают известной устойчивостью для данного организма, то преимущества в борьбе за существование получают особи, лучше приспособленные к данным частным условиям существования — более стойкие по отношению к физическим факторам среды, более защищенные против определенных хищников и паразитов. В случае интенсивной прямой индивидуальной элиминации не будет происходить увеличения численности особей, и жизненные средства при отсутствии заметной конкуренции будут достаточно доступными. Это будет поддерживать изменчивость и, следовательно, видовую пластичность на достаточно высоком уровне. Таким образом, и в этом случае имеются предпосылки для достаточно быстрой эволюции по пути приспособления организма к данной среде. Это будет путь алломорфоза.

Приспособление к данной среде может выражаться в развитии средств для добычи пропитания и в развитии средств защиты, как активной так и пассивной, от неблагоприятных физических факторов и от врагов. Отбор на защищенность от физических факторов может привести к развитию таких, например, образований, как роговые чешуи рептилий (защита от высыхания), как волосы млекопитающих (защита от холода) или их живородность (защита зародыша, частью и от холода). Отбор на защищенность от биотических факторов приводит к развитию средств активной (бег млекопитающих, орудия защиты, как например рога, бивни) или пассивной защиты (панцири, покровительственные окраска, рисунок и форма).

Конечно, и здесь, на пути алломорфоза, преобразовывается весь организм в целом и все его стадии развития, т. е. весь онтогенез. Значительная общая элиминация ранних стадий развития приведет к отбору в направлении продления жизни особи в зрелом состоянии. Если эта элиминация имеет избирательный характер, то возможен отбор особей более стойких, более защищенных на этих стадиях развития. В этом смысле может иметь значение более мощное развитие системы яйцевых и зародышевых оболочек, окраска яйца, скорость развития, стойкость эмбриона против температурных и других уклонений в физических условиях развития. Таким образом, при индивидуальной элиминации зародышей отбор на бо́льшую стойкость, на приспособленность к специальным условиям существования, приведет к развитию эмбриоадаптаций, или ценогенезов.

Если в большой степени элиминируется уже вылупившаяся из яйца молодь, то положительное значение может приобрести увеличение запаса желтка в яйце (или продление внутриутробного развития при живорождении), поскольку оно ведет к большей величине и более высокой дифференцировке, а следовательно, и к увеличению жизненной стойкости молоди. Увеличение размеров яиц или продление внутриутробной жизни и увеличение размеров детенышей частично будет связано и с увеличением размеров взрослого животного. К тому же результату приводит и общая истребляемость молоди при продлении жизни у форм с длительным ростом. Отсюда наклонность к увеличению общих размеров тела в филогенетических ветвях. Еще резче, однако, эта наклонность выражается при специализации, связанной с отбором на экономичность обмена (теломорфоз).

При большой истребляемости личиночной стадии развития индивидуальная элиминация ведет к увеличению приспособленности личиночной формы к специфическим условиям ее существования. В результате развиваются личиночные адаптации как частные выражения алломорфоза. Общая элиминация молоди ведет также к ускорению развития и сокращению данных стадий.

3. Если борьба за существование происходит в условиях острой конкуренции (активного соревнования), т. е. при косвенной элиминации (голодом), то естественный отбор приобретает своеобразное направление к достижению максимальной экономии в использовании жизненных средств. Это путь теломорфоза.

Если прямая элиминация физическими и биотическими факторами невелика, то наступает быстрое увеличение численности популяции вплоть до максимально возможного насыщения данной среды обитания. При этом неизбежно сказывается нехватка жизненных средств и начинается жизнь впроголодь (хотя бы только периодически, т. е. зимнее голодание), которая особенно тяжело сказывается на молоди. При индивидуальных различиях в успешности добывания пищи и в совершенстве ее использования будет происходить косвенная элиминация особей, менее приспособленных к этим условиям полуголодного существования. Решающую роль приобретает именно форма добывания и использования пищи. Элиминация не будет полной — различие между особями выразится главным образом в их большей или меньшей истощенности. При этом, однако, неизбежно увеличится смертность более истощенных особей от других причин (врагов, паразитов, болезней, зимней голодовки) и, кроме того, резко снизится их плодовитость (численность единовременно производимого потомства). Возможности добывания пищи возрастают по мере специализации на одном роде пищи, в котором данная форма не имеет конкурентов. Поэтому косвенная элиминация (т. е. активная конкуренция) ведет прежде всего к резкой дифференциации и расхождению признаков по принципу специализации в отношении жизненных средств. В дальнейшем отбор может идти только в направлении максимальной экономичности использования данного пищевого материала. Организм окончательно связывается с данными весьма узкими условиями среды, к которым он максимально приспособлен, и далее уже не может выйти за ее пределы. Косвенная элиминация продолжает устранять всех особей, не вполне приспособленных, т. е. уклоняющихся от нормы (при данных устойчивых условиях среды). Индивидуальная изменчивость падает поэтому до минимума. Вместе с тем, как упомянуто, преимущества во внутривидовой конкуренции получают и особи, менее истощенные процессами производства половой продукции, т. е. особи менее плодовитые. Естественный отбор пойдет на снижение плодовитости в смысле уменьшения величины кладок (пометов).

Однако от голодовки будет особенно страдать молодой, еще растущий организм. Возрастет смертность молоди. Это приведет к дальнейшим процессам, характеризующим теломорфоз.

Если взрослые животные и молодь живут в одних условиях и питаются одинаковой пищей, то пищевая конкуренция между ними может привести к расхождению признаков и специализации личинок в одном направлении, а взрослых животных — в ином.

В других случаях возможна эволюция эмбриональных приспособлений в виде увеличения запаса желтка, развития живородности и эволюция форм заботы о потомстве. В процессе естественного отбора будут выживать более развитые молодые особи, развившиеся из более крупных яиц и под более эффективной охраной материнской особи. Увеличение размеров яиц возможно, однако, лишь за счет дальнейшего сокращения их числа. Падение плодовитости может быть компенсировано только продлением жизни взрослых животных и приобретением способности к многократному размножению. Увеличение размеров яиц связывается и с увеличением размеров тела. К тому же приводит и продление внутриутробной жизни. Наконец, к этому же результату приведет и отбор на экономичность обмена.

Поэтому увеличение размеров тела является довольно обычным выражением теломорфоза, переходящего здесь иногда в гиперморфоз. Последний, конечно, не является обязательным финалом теломорфоза.

При приобретении более совершенных форм заботы о потомстве, при быстром росте и ограничении периода развития молоди одним сезоном возможно достижение взрослого состояния и накопление известных резервов до наступления зимы. В этом случае окончательная величина тела ограничивается обычно сравнительно небольшими размерами, несмотря на значительную специализацию данных форм (многие птицы и мелкие млекопитающие).

4. Если, однако, косвенная элиминация с отбором на максимальную экономичность обмена падает на взрослую фазу онтогенеза, а молодь подвержена большой прямой элиминации (врагами, паразитами, климатом), то результатом совместного действия обоих факторов будут крайняя специализация, сокращение числа единовременно выводимых детенышей, продление жизни в половозрелом состоянии, многократность размножения и увеличение размеров взрослого животного. Здесь теломорфоз может при большой истребляемости молоди перейти в гиперморфоз, связанный с гигантизмом и чрезмерным развитием некоторых частей. Таков был, между прочим, путь эволюции многих динозавров.

5. Если организм попадает в такие условия, в которых его истребляемость очень велика и не имеет избирательного характера, т. е. в случае большой общей элиминации факторами случайного характера (стихийные явления природы, враги подавляющей силы, против которых у организма нет никаких средств защиты), то его эволюция все же получает определенное направление. Прежде всего будет происходить естественный отбор на максимальную плодовитость, так как лишь особо плодовитые особи будут иметь шансы оставить после себя хотя бы немногочисленное потомство, достигающее зрелого состояния. Кроме того, как мы знаем (см. гл. V, 1), общая элиминация может иметь возрастной характер и ведет тогда к изменению соотношений между различными фазами онтогенеза. При большой истребляемости молоди она ведет к продлению жизни, к многократности размножения и нередко — к увеличению размеров взрослого животного. При большой истребляемости взрослых она ведет к продлению личиночной жизни и сокращению фазы зрелости. В результате обычно достигается однократное размножение и возможно раннее созревание (многие насекомые). Раннее созревание может сопровождаться сокращением общих размеров тела и недоразвитием. Эволюция идет по пути катаморфоза и гипоморфоза.

Во всех случаях интенсивной общей элиминации взрослых животных численность данной формы животных оказывается небольшой. Между тем условия его питания в силу отсутствия внутривидовой конкуренции могут оказаться весьма благоприятными. В таком случае, при наличии лишь общей элиминации случайного характера, чрезвычайно снижается эффективность естественного отбора (элиминация в основном не имеет избирательного характера). В популяции будет идти непрерывное накопление мутаций. Изменчивость будет возрастать. Беспорядочное накопление мутаций приведет к значительной дезорганизации и явлениям недоразвития. Путь дегенеративных изменений и есть путь катаморфоза, который при резком выражении общего недоразвития обозначается нами как гипоморфоз. По этому пути пошли, очевидно, коловратки, ветвистоусые раки, клещи, бескрылые насекомые (аптериготы), тли и др. Искусственный отбор на скороспелость связан также, по-видимому, с отбором на некоторое недоразвитие, признаки которого имеются, например, у скороспелых пород свиней.

ГЛАВА X

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

1. ТИПИЧНАЯ СМЕНА ФАЗ В ЭВОЛЮЦИИ ОТДЕЛЬНЫХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВЕТВЕЙ

. . . может потребоваться длинный ряд веков для приспособления организма к некоторым новым и своеобразным условиям жизни, например к летанию по воздуху, и. . ., следовательно, переходные формы часто должны были на долгое время ограничиваться в своем распространении какой-нибудь одной областью; но раз такое приспособление совершилось, и немногие виды приобрели, таким образом, большое преимущество над другими организмами, достаточно уже сравнительно короткого времени для возникновения многих расходящихся форм, которые быстро и широко распространяются по всему миру.

Ч. Дарвин.

Конкретные пути эволюционного процесса в течение долгих геологических периодов могут быть весьма различными, и, однако, при ближайшем анализе этих путей можно вскрыть известные закономерности в их течении и в их смене. Выделенные нами типичные направления эволюции, характеризуемые разными формами приспособления организма к меняющейся среде, представляют результат известного отвлечения. В конкретной эволюции они устанавливаются не всегда с такой определенностью. Борьба за существование столь сложна, что мы всегда видим совместное действие различных ее форм. Вопрос лишь о доминировании одной какой-либо формы борьбы, а следовательно, и определенного направления естественного отбора. Однако нужно считаться и с существованием вполне реальных переходов одних форм эволюции в другие. Такие переходы означают смену направлений эволюционного процесса. Интересно отметить, что в этой смене наблюдаются некоторые типичные закономерности, которые частью и были уже нами отмечены.

В силу процесса естественного отбора наиболее приспособленных особей нормальный путь эволюции есть путь приспособления, а при учете непрерывных изменений в факторах внешней среды — путь смены приспособлений. Эта смена приспособлений может быть с успехом реализована лишь при определенных темпах эволюции организма. Организм должен в своих изменениях по меньшей мере поспевать за изменениями среды, для того чтобы сохранить известный уровень приспособленности. Только при этом условии соотношения между организмом и средой приобретают в своих изменениях характер до известной степени устойчивого движения.

В реальных условиях меняющейся среды одни виды идут по пути *биологического прогресса* или процветания, определяемого относительно высокими темпами эволюции, при которых приспособленность организма возрастает. Объективным показателем биологического прогресса является увеличение численности, ведущее к расселению и расширению ареала распространения.

Другие виды идут по пути *биологической стабилизации*, определяемой согласованностью темпов эволюции и изменения

среды, при которых приспособленность организма к изменяющейся среде поддерживается на известном уровне. Объективным показателем стабильности является сохранение некоторой средней численности, сохранение области распространения с возможными миграциями, но без значительного расселения.

Наконец, третьи виды идут по пути биологического регресса, или вымирания, определяемого отставанием темпа эволюции данной формы от темпа изменений окружающей ее обстановки. Объективным показателем биологического регресса является уменьшение численности. Сокращение ареала распространения приводит к перерывам в распространении, сохранению на некоторое время реликтов в благоприятной обстановке, но кончается все же вымиранием.

Естественно, что наиболее яркое выражение получают различные направления эволюционного процесса именно при биологическом прогрессе, так как только здесь организм выдвигается вперед и перед ним раскрываются новые области и новые возможности дальнейшей эволюции. Эти возможности особенно велики, если организм вступает вместе с тем на путь ярко выраженного морфофизиологического прогресса, который мы выделяем (вслед за Северцовым) под названием ароморфоза. Поэтому следует остановиться на анализе биологических предпосылок ароморфоза.

Уже Коп отметил, что все новые филогенетические ветви начинаются от неспециализированных форм. Неспециализированный организм не значит неприспособленный, а означает лишь приспособленность к более широким условиям существования — известный универсализм организации. Существование неспециализированных организмов с широким распространением показывает, что эволюция не всегда идет по пути прогрессивной специализации. Часть организмов изменяется вместе с изменениями среды без особой дифференциации, сохраняет тенденцию расширения области обитания, поддерживает известную гомогенность путем постоянных миграций и борется с чрезмерной истребляемостью не столько выработкой специальных средств защиты, сколько значительной плодовитостью.

Однако возможно, что не все неспециализированные организмы являются таковыми в силу сохранения этих отношений со средой в течение всей цепи исторических изменений среды и организмов. Весьма вероятно, что, в то время как при прогрессивной дифференциации жизни подавляющая часть организмов шла по пути специализации, другие сохраняли в общем мало специализированное строение; третьи, пусть немногие, шли в направлении утраты признаков специализации. Такой деспециализированный организм может обладать не меньшей пластичностью, чем неспециализированный.

Если в течение дальнейшей эволюции неспециализированной формы в числе новых признаков приспособления окажется такое приобретение, которое может иметь положительное значение и за пределами той среды, в которой оно развилось, то эволюция организма может пойти по совершенно новому пути. Такое приобретение может дать этой форме очень большие преимущества в борьбе за существование в разных условиях среды. Приобретением адаптаций широкого значения характеризуется путь ароморфоза, в результате которого организм размножается и расселяется, т. е. вступает в фазу интенсивного биологического прогресса. В результате — прогрессирующее приспособление к весьма разнообразным условиям существования, т. е. быстрая эволюция по пути приобретения новых широких адаптаций и дальнейшее повышение организации.

Это повышение организации приводит к дальнейшему снижению истребляемости. Прогрессирующая форма увеличивает свою численность и расселяется все шире. Широкое расселение ставит организм в различные местные условия борьбы за существование, и это обусловливает быстрое

расхождение признаков и дифференциацию на отдельные формы. Местные условия вызывают к жизни и появление частных приспособлений к этим условиям (алломорфоз) для форм, приобретающих известную оседлость.

Таким образом, ароморфоз процветающей формы вполне закономерно завершается алломорфозом.

С увеличением численности организм, однако, рано или поздно сталкивается с ограниченностью средств к жизни и вступает на путь косвенной борьбы, т. е. активной конкуренции с себе подобными. Это ускоряет дифференциацию и дальнейшее расхождение признаков. Расхождение признаков означает временное снятие остроты внутривидовой конкуренции. Вслед за этим размножение новой формы ведет к новому увеличению плотности населения и к дальнейшему обострению конкуренции. Этот процесс последовательной дифференциации имеет, однако, свой предел, диктуемый малой численностью и, следовательно, малой пластичностью дробных систематических группировок.

При достижении этого предела, т. е. максимально возможной дифференцировки и максимальной плотности населения, обострение индивидуальной конкуренции с ее косвенной элиминацией ведет процесс эволюции во все более ограниченное русло. Организм, приспособленный к известной частной среде, может при условии острой пищевой конкуренции идти лишь по пути дальнейшей специализации. Конкуренция (нередко лишь периодическая, например при зимней голодовке) приводит к отбору на наиболее экономное использование пищевых средств. Отсюда все бо́льшая специализация, сокращение плодовитости, продление жизни и иногда увеличение размеров яиц, молоди, а также возрастание величины взрослого животного. Вместе с тем жесткая и строго индивидуальная элиминация ведет к сокращению изменчивости. Эволюция идет по пути теломорфоза и приводит к утере пластичности, т. е. к снижению темпов дальнейшей эволюции. Специализированный организм может стабилизироваться и существовать затем неограниченно долго при относительно постоянных условиях существования. Всякое же быстрое изменение физических или, еще важнее, биологических факторов оказывается для организма гибельным. Не будучи в состоянии изменить с достаточной скоростью свою организацию, он неизбежно идет по пути биологического регресса, т. е. вымирания.

Таким образом, алломорфоз вполне закономерно переходит в теломорфоз, т. е. специализацию, связанную с утерей пластичности и постепенным затуханием эволюции. Показателем того, что организм не поспевает за изменениями среды, служат иногда явления переразвития, или гиперморфоз.

Теломорфоз сам по себе еще не означает обязательного вымирания. Однако такой путь эволюции ставит организм перед опасностью вымирания при всяком слишком быстром изменении внешней среды (особенно ее биологических факторов). Последним выражением таких процессов и является иногда гиперморфоз.

Наиболее ярко проявлялась такая типичная смена фаз эволюционного процесса при образовании всех больших групп животного царства. Возникновение каждой такой группы означало известное новоприобретение крупного значения (ароморфоз), ставившее организм в совершенно новые, гораздо более выгодные условия борьбы за существование. Это и обусловливало размножение и расселение новых форм, лежавшее в основе их дифференциации и специализации. Так как эти последние процессы определяются в значительной мере преобладанием косвенной формы элиминации (т. е. конкуренции), то наиболее типично описанная смена фаз (от ароморфоза к алломорфозу и теломорфозу) протекала у форм,

наиболее защищенных от прямых врагов. Таким образом, например, мы видим в палеозое распространение, процветание и дифференциацию, а затем и вымирание брахиопод (большинства), трилобитов и наутилид. В мезозое такова же судьба аммонитов. Из истории позвоночных интересны расцвет и вымирание палеозойских щитковых, а также различных панцирных и ганоидных рыб. На суше очень типична подобная же последовательность смены фаз в эволюции вообще всех высших представителей данной эпохи (в которой они не имели прямых врагов!). Такова судьба стегоцефалов еще в палеозое, таков же путь эволюции рептилий в мезозое, по тому же пути пошли птицы и млекопитающие в конце мела и начале третичного периода.

Эта типичная смена направлений эволюционного процесса от ароморфоза — при непрерывной дифференциации и расхождении признаков (адаптивной радиации) процветающих форм — к алломорфозу и затем теломорфозу не есть, однако, единственный и неизбежный путь эволюции в целом.

Эволюция тех организмов, которые всегда остаются в условиях довольно острой борьбы за существование с климатическими факторами и прямыми врагами (прямая элиминация) и не вступают на путь слишком интенсивной конкуренции с себе подобными, может неограниченно долго продолжаться по пути алломорфоза, причем такой организм непрерывно переходит из одной среды в другую (не в смысле обязательной миграции, но в смысле изменения самого организма, окружающей его среды и взаимоотношений между организмом и средой). При неизбирательной элиминации и отборе на плодовитость и раннее созревание организм может повернуть и на путь катаморфоза, а при явлениях недоразвития и к известной деспециализации.

Всякое новое приобретение, дающее организму известное преимущество общего значения, позволяющее ему расширить свое местообитание и перенести сферу своей деятельности на новые места, может послужить началом периода интенсивной прогрессивной эволюции, т. е. ароморфоза. Однако ослабление прямого истребления, связанное с увеличением численности (расцветом) и возникновением внутривидовой конкуренции, не только ведет к прогрессивной дифференциации, но при известной остроте этой конкуренции таит в себе опасности чрезмерной специализации и утери пластичности (теломорфоз, гиперморфоз). Процветание известной формы в геологическом прошлом нередко бывало предвозвестником скорого ее вымирания.

2. ТУПИКИ ЭВОЛЮЦИИ И ПРОБЛЕМА ВЫМИРАНИЯ

По теории естественного отбора вымирание старых форм и появление новых и усовершенствованных форм тесно связаны одно с другим.

Ч. Дарвин.

Указанная нами типичная смена фаз в эволюции отдельных филогенетических ветвей от ароморфоза, лежащего в основе возникновения данной ветви, через алломорфоз к теломорфозу и иногда к гиперморфозу идет все время под знаком биологического прогресса, ведущего к распространению и процветанию, а затем, через все более разнообразную дифференцировку и все более узкую специализацию, к известной стабильности. Последняя может при быстром изменении среды привести к биологическому регрессу, связанному с не менее быстрым вымиранием.

В типичной смене фаз исторического развития отдельных филогенетических ветвей нередко видят эволюцию, строго направленную по одному

определенному руслу, по которому организм движется к известному конечному состоянию, как бы к определенной цели. Такой путь «ортогенетического» развития представляет обычно результат поспешного построения филогенетических линий на слишком скудном материале. Привлечение более значительных палеонтологических данных показало, что представление о крайней ограниченности путей эволюции является неправильным (см. гл. IX, 1). Оно неверно даже для животных, идущих по пути теломорфоза (история лошади), хотя в этом случае сама специализация и ограничивает возможные направления эволюции лишь немногими путями, идущими по руслу дальнейшей специализации. Действительно, наблюдаемые закономерности в эволюции отдельных филогенетических ветвей находят совершенно непринужденное объяснение с точки зрения дарвиновской теории естественного отбора и расхождения признаков и не нуждаются ни в каких дополнительных гипотезах вроде теории ортогенеза и родственных им представлений.

Особо стоит все же другой вопрос: ведет ли эволюция отдельных филогенетических ветвей, вступивших уже на путь теломорфоза, т. е. прогрессирующей специализации, с неизбежностью к вымиранию? Не есть ли тогда вымирание все же естественный финал в типической смене фаз эволюционного процесса?

Прежде всего отметим, что о полном вымирании известной группы можно говорить только тогда, когда она не оставила после себя никаких, хотя бы даже измененных, потомков. В качестве примеров полностью вымерших групп можно назвать динозавров или птерозавров, которые действительно не оставили после себя никаких потомков. Из млекопитающих можно назвать амблипод или титанотериев.

Проблема вымирания животных заключает в себе, собственно, целый ряд вопросов, которые должны быть здесь освещены с точки зрения теории Дарвина.

Прежде всего она включает вопрос о вытеснении одних видов другими, близкими. В этом случае имеет место настоящее вымирание, если вытеснение окажется повсеместным. Указанный случай достаточно ясен, так как такое вытеснение совершается нередко почти прямо у нас на глазах. Это явный результат борьбы за существование, в которой постоянно происходит процесс замещения одних форм другими, более приспособленными к данным условиям существования. Такое замещение происходит в особенности часто при изменении среды, когда формы, до того вполне приспособленные, быстро теряют свои преимущества в борьбе за существование. Преимущество формы, побеждающей в борьбе за существование, конечно, не в ее меньшей специализации. В этих случаях специализация ни в какой мере не может рассматриваться как причина вымирания.

Палеонтолог О. Марш (O. Marsh) обратил внимание на значение не самой специализации, а скорости специализации, которая дает известные указания на причины вымирания в этих случаях. Ветви, быстро расцветающие и быстро специализирующиеся, так же быстро идут навстречу вымиранию. В качестве примеров, иллюстрирующих это положение, можно было бы привести быструю специализацию вымерших паразухий и более медленную специализацию им параллельной ветви, ведущей к современным крокодилам; быструю специализацию большинства давно вымерших териодонтов и значительно более медленную специализацию родственных им млекопитающих. Можно было бы указать на быструю специализацию давно вымерших литоптерн в Южной Америке и гораздо более медленное развитие настоящей лошади в Северной Америке. О том же говорит быстрая специализация очень многих других ветвей копытных, как амблиподы, титанотерии, своеобразные халикотерии и др. Быстрая специализация ископаемых креодонтов и медленная специализация на-

стоящих хищников или быстрая специализация саблезубых кошек и более медленная специализация параллельной им ветви настоящих кошек могут послужить примерами того, что именно быстрый расцвет и связанная с ним быстрая специализация чаще всего кончаются вымиранием. Исключительно ценными для рассматриваемой проблемы оказались также результаты исследований нашего выдающегося палеонтолога В. О. Ковалевского. Они в некоторых отношениях очень близко сходятся с данными Марша, но представляют результат еще гораздо более глубокого анализа.

В. О. Ковалевский ввел в науку понятие инадаптивной специализации, под которой он разумеет как бы неудачный путь специализации — неправильный путь разрешения задачи приспособления организма к известным условиям («ошибочно направленное приспособление», по Абелю). В эволюции копытных это выразилось в удержании рядового расположения костей запястья и предплюсны, которые не перестроились соответственно новым задачам при прогрессивном развитии средних пальцев и редукции крайних. Это можно рассматривать как результат быстрой специализации, при которой система морфогенетических корреляций между элементами скелета не успела в достаточной мере перестроиться (мы ведь знаем, что консерватизм организации покоится именно на устойчивости сложных корреляционных связей). Другим примером инадаптивной эволюции может послужить строение зубной системы первичных хищников — креодонтов (рис. 172). Первоначально специализация шла в направлении преобразования последнего коренного зуба в «плотоядный», режущий зуб (m_3 и m_2). Такой зуб имел по своему положению максимальную силу (ближе к точке опоры рычага). Однако он не имел пространства для прогрессивного увеличения. Так как этот тип зубной системы давал вначале известные преимущества, животные, им обладавшие, быстро специализировались. Но в дальнейшей эволюции выявились преимущества другого типа, который раньше был на заднем плане. Формы, у которых в нижней челюсти сильнее развивался первый коренной зуб (m_1), а в верхней — последний ложнокоренной (p_4), получили преимущества вследствие возможности разрастания этого плотоядного зуба назад за счет редукции последних коренных зубов. Поэтому по мере более поздней и медленной специализации настоящих хищников креодонты были вытеснены и вымерли. Приведенные примеры представляют собой настоящие тупики эволюции, из которых действительно не было выхода вследствие ошибочного направления специализации.

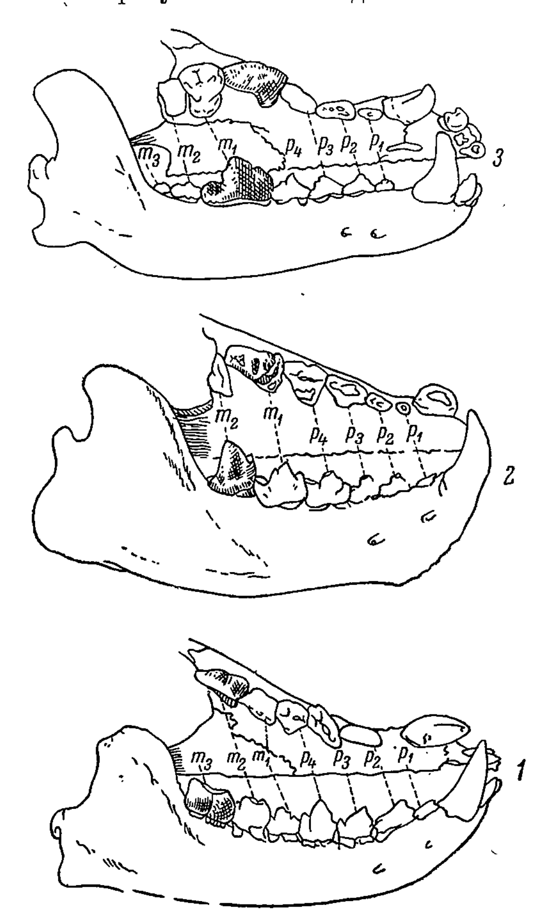


Рис. 172. Развитие плотоядного зуба (выделен штриховкой) у первичных хищников — креодонтов (*1*, *2*) и у современного хищника — волка (*3*).

1 — *Hyaenodon*; *2* — *Oxyaena*; *3* — *Canis lupus*. m_1—m_3 — коренные зубы; p_1—p_4 — ложнокоренные зубы.
Пример инадаптивной специализации у креодонтов.

Таким образом, мы ясно видим картину постоянного замещения старых форм новыми, более совершенными. При этом быстрая специализация часто ведет к образованию инадаптивных негармоничных форм, т. е. заводит в тупики, а более медленная специализация оказывается более совершенной. Очевидно, это связано с тем, что система морфогенетических корреляций, обладая известной устойчивостью, не всегда поспевает в своей перестройке за требованиями изменяющейся среды.

Вопрос о вымирании отдельных форм (и целых групп организмов) без их непосредственного вытеснения близкородственными, но более приспособленными формами должен быть выделен и рассмотрен отдельно.

В историческое время вымерло очень большое число форм. Вымирание это продолжается и на наших глазах. Многие виды уничтожаются непосредственно человеком (см. гл. III, *2*), большинство же гибнет вследствие тех изменений, которые человек вносит в условия их существования. Однако и независимо от деятельности человека такое вымирание имеет место. Оно происходило также постоянно и в прежние геологические эпохи.

Непосредственные причины этого вымирания могут быть весьма различными, но в основном они лежат, конечно, также в изменениях соотношений организма с внешней средой при изменениях в факторах этой среды. При этом имеют известное значение физические факторы (климат), но гораздо важнее изменения в биологической обстановке. Организм гибнет в борьбе за существование. Это, однако, лишь непосредственные причины. Ведь при наличии одних и тех же изменений одни виды вымирают, а другие получают преимущество и выходят на путь биологического прогресса. Корни всех этих явлений лежат гораздо глубже, и неудивительно, что большинство авторов ищет причины вымирания не во внешней среде, а в самих организмах, полагая, что внутренние причины направляют эволюцию к какому-то фатальному концу. Однако это тоже неверное решение вопроса.

Представления об ограниченности эволюционного процесса пользуются большим распространением среди зарубежных биологов, и особенно палеонтологов. Ограниченность существования филогенетических ветвей во времени связывают обычно с их прогрессивной специализацией (Коп, Долло, Денере и др.). По Д. Роза (D. Rosa), эволюция вообще ведет к «редукции изменчивости», утере пластичности и вымиранию. Согласно этой точке зрения, собственно, вся жизнь идет по пути к вымиранию, но только в разных ее ветвях с разной скоростью. На самом деле это, конечно, неверно, но вместе с тем не подлежит никакому сомнению, что большинство филогенетических ветвей имеет всегда ограниченное существование. Это, однако, еще ничего не говорит о причинах их вымирания.

Чрезвычайно различная судьба близких форм, из которых одни развивались и вымирали с исключительной скоростью, а другие, наоборот, отличались поразительной жизненностью в течение длительного геологического времени (рис. 173, 174, 175), говорит против решающего значения внутренних факторов. Первые сосудистые растения — Psilophyta — вымерли еще в девоне. Однако и до настоящего времени в тропиках сохранились близкие к ним невзрачные растеньица — *Psilotum* и *Tmesipteris*. Большинство плеченогих вымерло еще в палеозое, однако некоторые формы процветают и в настоящее время (рис. 173). Все наутилиды вымерли еще в палеозое, но известный кораблик *Nautilus* (рис. 174) сохра-

нился до настоящего времени. Из растений вполне аналогична судьба гинкговых (рис. 175). Специализация и в этом случае не может рассматриваться как прямая причина вымирания. Индивидуальная изменчивость также вовсе не всегда снижается. Некоторые авторы считают даже, наоборот, увеличение изменчивости признаком дегенерации, ведущей к вымиранию (Абель, Бойрлен). При рассмотрении общих причин вымирания мы должны учитывать как внешние условия быстро изменяющейся среды, так и внутренние причины разного порядка.

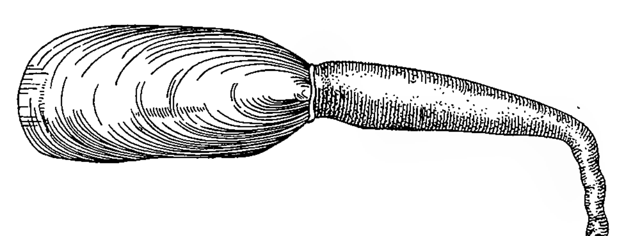


Рис. 173. Одна из брахиопод (*Lingula*), доживших почти без изменений с ордовика до современной эпохи.

Прежде всего нужно отметить, что историческое существование специализированного организма естественно ограничено временем наличия тех жизненных условий, т. е. той среды, к которой он приспособлен, а также, конечно, соответствием темпа его эволюции темпу изменения этой среды.

Ясно, что вымирание хозяина ведет и к вымиранию его строго специализированных паразитов. Размыв и завал пещер ведут к гибели той специфической жизни, которая в них развилась и которая ограничена лишь данными пещерами. При строго специализированном питании существование животного зависит от наличия именно этого кормового материала, и полное уничтожение последнего ведет к вымиранию. При замене леса степью (или наоборот) все специализированные лесные (или степные) животные также осуждены на вымирание, если только эта замена идет с такой скоростью, что данные организмы не могут за это время переспециализироваться (и если исключена возможность миграции на иную территорию). Вопрос о темпе эволюции имеет вообще очень большое значение. Однако для специализированного организма он не всегда решает его судьбу.

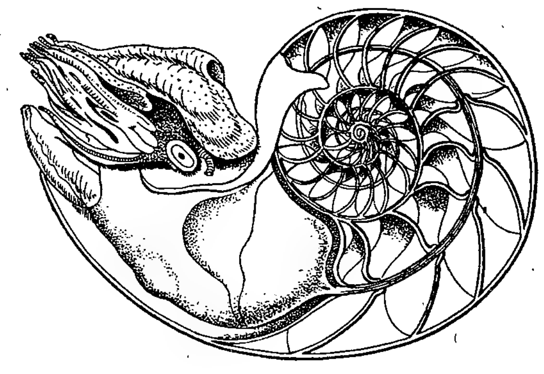


Рис. 174. Головоногий моллюск «кораблик» (*Nautilus pompilius*).

Единственный современный представитель большой группы организмов, весьма распространенной в прошлые геологические эпохи начиная с кембрия.

При замене леса степью речь идет не о преобразовании леса, соответственно которому и лесные животные могли бы преобразоваться путем алломорфоза. Речь идет об отступании, сокращении лесных массивов и их замене степью.

При этом происходит просто сокращение области, пригодной для жизни лесных животных, вплоть до ее уничтожения вместе с ее населением. Если такой процесс захватывает большую территорию со своей специфической фауной вполне лесных организмов, то последние вымрут. Чем более ограничены территориально и по своим специфическим условиям существования известные организмы, т. е. чем они более специализированы, тем больше вероятность гибели этих организмов вследствие утраты территории и условий, пригодных для их жизни.

Это — внешние условия, которые именно по своей ограниченности ставят специализированный организм перед опасностью вымирания.

Однако специализированные организмы находятся в неблагоприятном положении еще и потому, что возможные направления их эволюции весьма ограничены. Для специализированных форм именно в силу их специфической организации обычно оказываются закрытыми все пути эволюции, за исключением лишь путей дальнейшей специализации. Даже такой общий признак специализации, как крупная величина тела, ограничивает возможность приспособления к иным формам существования. Нельзя представить себе преобразование крупного четвероногого позвоночного в животное роющее, лазающее, скачущее или летающее.

Таким образом, эволюции специализированных организмов ставятся известные пределы, которые ограничиваются тем более, чем более узкой становится сама специализация. Если же возможность эволюции специализированного организма ограниченна, то даже легкая, кратковременная изменчивость частных, ограниченных условий существования нередко ставит организм перед угрозой вымирания. За частое вымирание специализированных организмов ответственны и некоторые другие факторы.

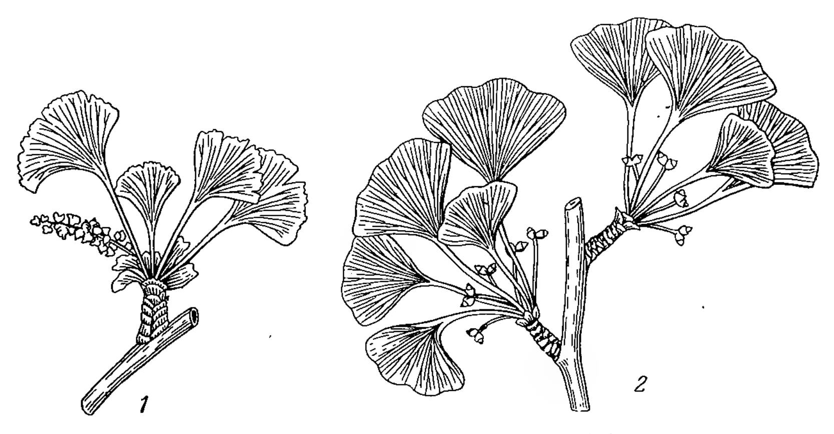


Рис. 175. Гинкго (*Ginkgo biloba*).

1 — мужской; *2* — женский побеги.

Единственный современный представитель примитивнейших голосемянных растений порядка Ginkgoales, широко распространенного в прошлые геологические эпохи начиная уже с карбона.

Специализированные организмы вымирают иногда целыми большими группами непосредственно (в геологическом масштабе) после, казалось бы, блестящего расцвета. Сильное размножение организма, попадающего в благоприятные условия существования, ведет к расселению, захвату новых мест, к усилению внутривидовой конкуренции и к дифференциации на новые экологические и географические формы. Далеко идущая дифференциация связана с уменьшением абсолютной численности отдельных популяций. Такое дробление на малые, обособленные популяции характерно в особенности для малоподвижных оседлых животных. Малая численность популяций и, следовательно, абсолютное уменьшение числа мутаций и их комбинаций, естественно, ведут к замедлению темпа эволюции. К тому же ведет и единообразность условий существования специализированных организмов, ограниченных территориально, по роду пищи и по другим физическим и биотическим факторам. Специализированный организм теряет свою пластичность. При изменении условий среды эта пластичность может восстановиться. Вопрос, однако, в темпах этого

восстановления. А это зависит еще и от быстроты размножения. Между тем наблюдаемое нередко продление жизни и увеличение размеров специализированных животных в отдельных филогенетических ветвях ведет также к уменьшению пластичности через снижение темпов размножения. Более длительное развитие, более позднее половое созревание и, наконец, обычное уменьшение плодовитости ведут к тому, что поколения отделяются друг от друга все более значительными промежутками времени и, кроме того, абсолютная численность особей с увеличением размеров тела также снижается. Эти обстоятельства также ведут к замедлению темпа эволюции.

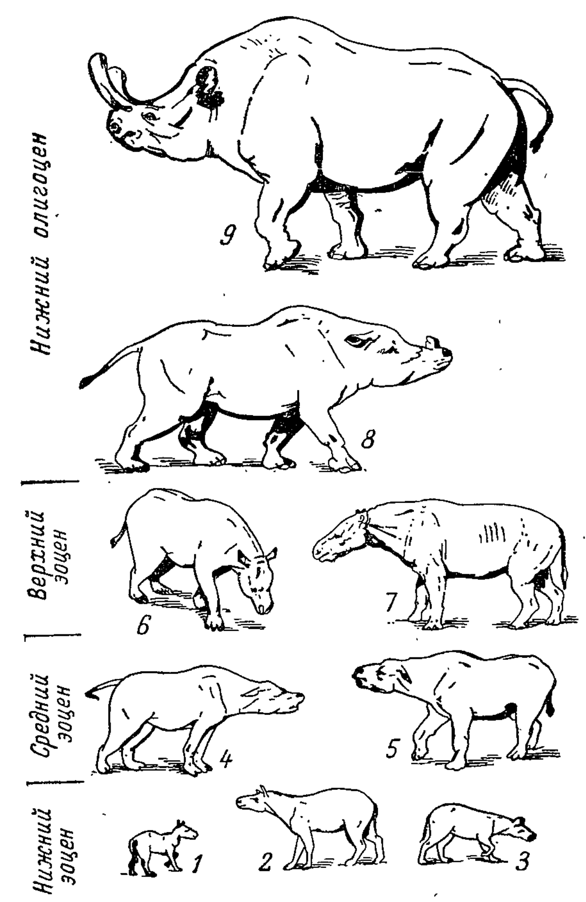


Рис. 176. Палеонтологический ряд титанотериев.

1 — Lambdotherium popoagiana; 2 — Eotitanops princeps; 3 — E. gregori; 4 — Mesatirhinus petersoni; 5 — Palaeosyops leidyi; 6 — Manteoceras manteoceras; 7 — Dolichorhinus hyognathus; 8 — Brontotherium leidyi; 9 — B. platiceras.

Увеличение общих размеров тела сопровождалось непропорциональным увеличением рогообразных выростов на голове.

У растений в борьбе за свет при достаточной влажности постоянно выдвигались вперед быстро растущие и высокорослые формы, дававшие начало многолетним древесным породам, хорошо защищенным зимним покоем и твердой корой как от суровых климатических условий, так и от травоядных позвоночных. Длительный рост и вегетация в верхнем ярусе давали им большие преимущества. Однако связанная с этим долгая жизнь, а следовательно, и медленная смена поколений, всегда приводили к отставанию в эволюции и к замещению новыми, более прогрессивными формами, развившимися вновь из опередивших их травянистых растений. Так было с древовидными хвощами и папоротниками, а в настоящее время таково положение саговниковых и хвойных, на смену которым пришли древесные покрытосемянные. В современной флоре сохранились некоторые вымирающие представители примитивных древесных растений, распространение которых ограничено ничтожным ареалом. Таково из голосемянных *Ginkgo biloba*, сохранившееся только в Юго-Восточной Азии. На пути к полному вымиранию стоят знаменитые по своему долголетию секвойи. Из широко распространенных в мезозое и в третичном периоде многочисленных видов этого рода в современной флоре сохранились только два вида (*Sequoia sempervirens* и *S. gigantea*) в Калифорнии, на западном склоне горных хребтов. Своей гибелью секвойя отчасти обязана четвертичному оледенению, однако основная причина лежит в ее неприспособленности к изменившейся внешней среде. В вымирании секвойи сыграла свою роль

неприспособленность всходов к условиям травянистого, дернового покрова (в третичном периоде злаков еще не было).

У животных прекрасным примером специализации, сопровождающейся возрастанием размеров, являются многочисленные формы ископаемых титанотериев (рис. 176). То же самое касается, однако, многих копытных вообще, а также и других млекопитающих. Не менее убедительны и примеры вымерших рептилий и амфибий.

Все сказанное подчеркивает значение как внешних, так и внутренних факторов в процессах теломорфоза, так часто завершающихся вымиранием. Односторонняя специализация связана действительно с вполне реальной опасностью вымирания. Это не значит, что специализация ведет к вымиранию с внутренней неизбежностью. Мы видели, что ни внешние, ни внутренние факторы сами по себе не ответственны за это вымирание.

Вопрос о жизни или вымирании филогенетических ветвей, идущих по пути специализации, зависит от темпов изменения данной среды и скорости соответствующего изменения строения конкретных организмов. Таким образом, вопрос решается в каждом отдельном случае в зависимости от реальных соотношений в темпах изменений организма и среды. Эти соотношения складываются в общем неблагоприятно для более специализированных животных вследствие ограниченности условий существования и утери пластичности самого организма. Отставая в скорости эволюции от изменений среды, организм теряет свою приспособленность и вымирает. Это обычный тип депрессивного вымирания специализированных форм.

В случае большой смертности молоди нередко вымиранию предшествуют продление роста и увеличение размеров тела, приводящие к нарушению пропорций и одностороннему развитию отдельных частей.

Совершенно иное произойдет в случае резкого увеличения прямой истребляемости взрослых животных. Эволюция пойдет тогда по пути более или менее широкого недоразвития органов взрослого животного, т. е. по пути прогрессирующей дегенерации (катаморфоз).

И эти дегенеративные явления нельзя рассматривать как причину вымирания, а лишь как показатель возросшей истребляемости (при обедненном питании) и выражение недостаточных темпов приспособительной перестройки организации. Организм теряет прежнюю приспособленность и не успевает приобрести новую. Это путь дегенеративного вымирания (аммониты и наутилиды с развернутой раковиной, пещерный медведь и др.).

Такая же дегенерация может начаться, очевидно, и у мало специализированного организма, и она также может закончиться вымиранием. Однако при большой пластичности мало специализированных организмов это не единственный возможный исход. При достаточной плодовитости и возможном ее повышении неспециализированный организм может с гораздо большей скоростью перестроиться согласно новым требованиям среды.

Во всех этих случаях мы рассматриваем вымирание как выражение непосредственного поражения в борьбе за существование с новыми конкурентами (вытеснение) или с новыми уничтожающими факторами (истребление).

Специализация сама по себе не есть причина вымирания, но она дает для этого благоприятные предпосылки. Явления переразвития и эксцессивного развития органов, а также недоразвития и дегенерации тоже не являются причиной вымирания; они служат лишь показателями неблагоприятно складывающихся соотношений между организмом и средой вследствие расхождения между темпами их изменений. Вымирание не есть

неизбежный результат эволюции. К нему ведет лишь совершенно определенное расхождение между темпами эволюции и скоростью изменения среды.

Эволюция в целом безгранична, но эта неограниченность достигается ценой постоянного ее ограничения лишь немногими биологически прогрессивными видами, дающими начало новым филогенетическим ветвям организмов. И вместе с тем отмирание всего старого, менее совершенного, всего отстающего в своем развитии от остальной природы (и в первую очередь от наиболее близких других организмов) есть основное условие возникновения и распространения новых, более высоко организованных форм жизни, занимающих место старых, уже отживших.

3. НЕОБРАТИМОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ

Нетрудно понять, почему вид, раз исчезнувший, никогда не может появиться снова, если бы даже снова повторились совершенно тождественные условия жизни — органические и неорганические. Если бы потомок какого-нибудь вида и мог (что, без сомнения, и случалось весьма нередко) приспособиться таким образом, чтобы занять в экономии природы место, занимаемое другим видом, и, таким образом, заместить его, все же обе формы — старая и новая — не были бы вполне тождественны, потому что обе они почти несомненно унаследовали бы от своих различных прародителей различные признаки, а организмы, уже различные, будут и изменяться различным образом. . .

Ч. Дарвин.

Группа, однажды исчезнувшая, никогда не появляется вновь. . .

Ч. Дарвин.

Закон необратимости эволюции был уже совершенно ясно сформулирован Ч. Дарвином в «Происхождении видов». Еще важнее то, что Дарвин дал вместе с тем безупречное и исчерпывающее объяснение явлений необратимости, объяснение, которое мы напрасно стали бы искать у позднейших теоретиков. Однако закон необратимости эволюции получил известность только благодаря бельгийскому палеонтологу Долло, который иллюстрировал его палеонтологическими данными, дал ему краткую формулировку и наименование закона. Его правильность затем многократно подтверждалась, так что его нередко именуют просто законом Долло. Впрочем, он не всегда бывал правильно понят и вызывал иногда не вполне обоснованные возражения. По Долло, «организм не может вернуться даже частично к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков». «Организм никогда не возвращается точно к прежнему состоянию даже в том случае, если он оказывается в условиях существования, тождественных тем, через которые он прошел. Но вследствие неразрушимости прошлого он всегда сохраняет какой-нибудь след промежуточных этапов, которые были им пройдены».

Эти формулировки в общем вполне безупречны, в особенности в применении к организму как целому. Однако все же закон необратимости эволюции недопустимо расширять за пределы его применимости и делать на этом основании филогенетические выводы (нередко говорят, что более крупная форма не может быть предком более мелкой или более простая структура не может произойти от специализированной и т. п.).

Наземные позвоночные произошли от рыб, и пятипалая конечность есть результат преобразования парного плавника рыбы. Наземное позвоночное может вернуться к жизни в воде, и пятипалая конечность при этом приобретает вновь общую форму плавника. Внутреннее строение плавникообразной конечности — ласта — сохраняет, однако, основные признаки пятипалой конечности и не может, очевидно, возвратиться к исходному строению рыбьего плавника. Амфибии дышат во взрослом

состоянии легкими. Жаберное дыхание своих предков они утратили. Некоторые амфибии вернулись к постоянной жизни в воде и вновь приобрели жаберное дыхание. Их жабры представляют, однако, личиночные наружные жабры амфибий. Внутренние жабры рыбьего типа исчезли безвозвратно. Птицы приспособились к передвижению в воздушной среде. Некоторые птицы вторично утратили способность летать и передвигаются путем бега на задних конечностях. Они, однако, остаются птицами и вряд ли напоминают в чем-либо своих бегавших предков — псевдозухий. Некоторые птицы перешли даже к водной жизни и употребляют свои крылья для плавания. В связи с этим у пингвинов крылья преобразованы в ласты, а перья на них редуцированы и вторично приобрели форму чешуй, ни в коем случае, однако, не идентичных чешуе рептилий. У лазающих по деревьям обезьян первый палец до известной степени редуцируется. У человека, происшедшего от лазающих приматов, первый палец нижних (задних) конечностей подвергся вновь значительному прогрессивному развитию (в связи с переходом к хождению на двух ногах), но не возвратился к некоторому исходному состоянию, а приобрел совершенно своеобразную форму, положение и развитие. Между тем неправильное истолкование необратимости эволюции приводило многих авторов (Осборн и др.), не допускавших возможности нового усиления первого пальца, к отрицанию происхождения человека от обезьян и к утверждению, что человек произошел лишь от общих с ними предков. Таким же образом слишком широкое понимание того же закона заставляет многих филогенетиков отрицать происхождение любой современной группы организмов от каких-либо известных ископаемых форм. Родоначальниками оказываются, по их мнению, лишь более отдаленные общие предки, которые наделяются всевозможными обобщенными признаками организации. Реальные исходные формы замещаются искусственными, совершенно нежизненными схемами. Правильное понимание необратимости эволюции ставит этому закону вполне определенные границы. Смена направлений эволюции происходит на самом деле довольно свободно. Возможно и известное обращение процесса в виде регресса, следующего за прогрессом, или наоборот. Невозможно, однако, движение вспять по прежнему пути и полное возвращение прежних структур.

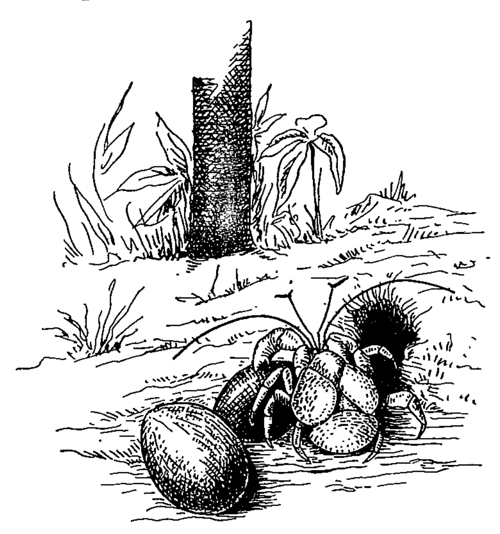


Рис. 177. Рак-отшельник «пальмовый вор» (*Birgus latro*).

В качестве типичных иллюстраций закона необратимости эволюции можно привести следующие факты. У раков-отшельников (Paguridae) брюшко стало мягким и асимметричным в связи со своеобразным инстинктом, заставляющим животное прятать свое брюшко в пустую раковину моллюска. Наземный рак — пальмовый вор (*Birgus*) развивается еще в море, как типичный рак-отшельник (*Eupagurus*), затем проходит стадию сухопутного отшельника (*Coenobita*) и, наконец, освобождается от раковины и приобретает вновь симметричное внешне брюшко, которое, однако, подгибается, как у крабов. Возвращение к свободной жизни вне рако-

вины привело не к восстановлению прежнего строения, а к совершенно своеобразной форме, напоминающей по внешности краба (рис. 177).

Морские кожистые черепахи (*Sphargis* s. *Dermochelys*) произошли от сухопутных, которые вторично перешли к жизни в воде. В юрском периоде их предки перешли к жизни в открытом море, причем их костный панцирь постепенно редуцировался. Редукция шла путем образования у наружного края спинного щита промежутков — фонтанелей, которые затем разрастались по направлению к позвоночным (невральным) пластинкам, разделяя при этом реберные пластинки. У *Protosphargis* (рис. 178) из верхнего мела имелись лишь рудиментарные спинной и брюшной щиты. Потомки этих черепах от жизни в открытом море стали возвращаться в прибрежную зону прибоя. Это вызвало вновь развитие панциря, дававшего в условиях морского прибоя хорошую механическую защиту организму. Однако вместо возможного, казалось бы, разрастания рудиментов старого панциря поверх последнего образовался совершенно новый панцирь, состоящий из мозаики многоугольных кожных окостенений. Таким образом, нижнетретичная черепаха *Cosmochelys* (рис. 179) обладала рудиментарным первичным панцирем и поверх него — хорошо развитым вторичным панцирем из многочисленных костных пластинок. Потомки этих черепах перешли затем вновь к жизни в открытом море, и вторичный панцирь у них также редуцировался. У современной кожистой черепахи (*Dermochelys coriacea*) закладывается мозаика кожных костей вторичного панциря, но последний далее не развивается, и у взрослого животного имеется два рудиментарных панциря: первичный, в виде реберных и краевых пластинок на спине и рудиментарных костей на брюхе, и вторичный, в виде рассеянных небольших звездчатых окостенений в коже.

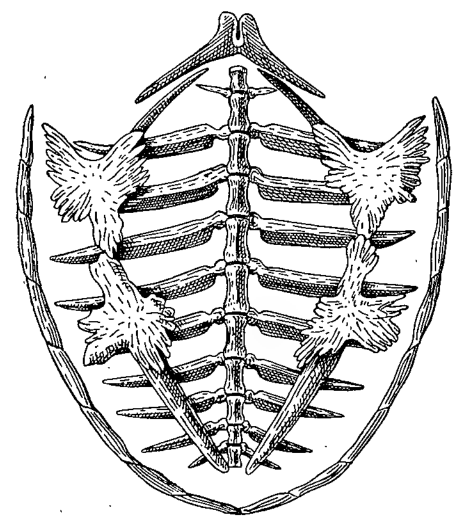


Рис. 178. Скелет щитов ископаемой морской черепахи *Protosphargis* (мел) с частично редуцированным панцирем. Вид снизу.

Рис. 179. Фрагмент вторичного панциря из костных пластинок у прибрежной формы ископаемых морских черепах *Cosmochelys* (эоцен).

Подобный панцирь закладывается и у современных кожистых черепах *Sphargis (Dermochelis)*.

Предки современных птиц утратили зубы. У третичной птицы *Odontopteryx* вновь развились «зубы», не имеющие, однако, ничего общего с прежними зубами — это зубцы на роговом клюве (рис. 180).

Ластоногие произошли от близких к медведям хищников с редуцированным хвостом. При переходе к водной жизни хвост не восстановился

и не преобразовался в плавательный орган (как у китов и сирен). Его место заняли обращенные назад задние конечности.

Гораздо чаще восстанавливаются структуры, напоминающие прежние, при редукции органов. Здесь явления недоразвития, т. е. упрощения строения, нередко приводят к состоянию, до известной степени сходному с примитивным исходным строением (деспециализация). Однако и в этом случае пути редукции не являются точным обратным повторением прежнего прогресса органа, а упрощенный орган всегда сохраняет следы своего прежнего, более сложного строения. Хотя при редукции дифференцированной (гетеродонтной) зубной системы у млекопитающих и восстанавливается иногда простая коническая форма зубов и число зубов иногда увеличивается, однако вместе с тем теряется обычно покров из эмали, а процесс повторной смены зубов не только не усиливается (соответственно многократной смене недифференцированных зубов предков млекопитающих), а, наоборот, окончательно утрачивается (неполнозубые, китообразные).

Несмотря на эти совершенно ясные факты, ряд палеонтологов отвергают общую значимость закона необратимости эволюции и говорят об обратимости и о цикличности эволюционного процесса. Исходными являются при этом весьма поверхностные аналогии между историческим развитием отдельных филогенетических ветвей и циклом индивидуальной жизни (см. гл. X, 1).

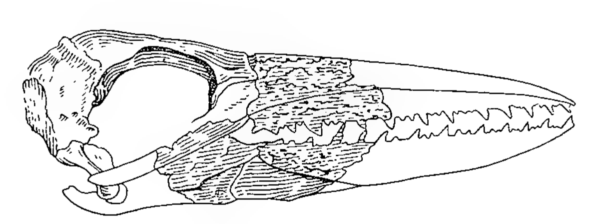


Рис. 180. Череп третичной птицы *Odontopteryx* с роговыми зубами.

Пример необратимости эволюции.

Возможность обращения эволюции обосновывается, собственно, только отсутствием переходных форм между более крупными подразделениями — типами, классами и иногда отрядами животного царства. На самом деле это лишь заставляет думать, что процессы обособления групп шли с большой скоростью, но никак не может служить доказательством того, что они происходили путем обратного развития от специализированных предков. У нас имеются все основания предполагать, что преобразования, следовавшие за приобретением какого-либо существенного преимущества (ароморфоз) в борьбе за существование, должны были идти с исключительной быстротой. Этого взгляда держался и Ч. Дарвин (см. эпиграф к гл. X, 1). Гораздо больше данных имеется поэтому в пользу высказанного Копом взгляда о значении неспециализированных форм для дальнейшего возникновения новых групп. Вместе с тем мы, однако, считаем некоторую деспециализацию вполне возможной. Процессы недоразвития (катаморфоз) могли играть известную роль и как основа для дальнейшей прогрессивной эволюции. Это ни в какой мере не противоречит общему положению о необратимости эволюции в его правильном понимании.

Приведенные факты необратимости эволюции, почерпнутые из данных палеонтологии, имеют огромное значение для понимания закономерностей эволюционного процесса. Они доказывают с полной убедительностью значение исторически сложившейся структуры организма, т. е. наследственной основы или внутренних факторов, для его дальнейшей эволюции. Организм, возвращающийся как будто в прежнюю среду, реагирует на эту среду уже иначе, чем реагировали его предки. В силу различных взаимоотношений с факторами среды и формы борьбы за существование, и направления естественного отбора будут различными. Наконец, и это, быть может, главное, историческая база, исходная организация, различна,

а всякая новая надстройка должна быть полностью согласована с основами существующей уже организации. Она строится на ее базе и должна вместе с нею образовать одно новое, вполне жизнеспособное целое.

Факт необратимости эволюции доказывает с неопровержимой убедительностью значение внутренних факторов (т. е. исторически сложившейся организации) для эволюции. С другой стороны, явления замены исчезнувших структур новыми, до известной степени сходными или по крайней мере функционально их вполне заменяющими, при возвращении организма в сходную с прежней жизненную обстановку доказывают с такой же отчетливостью и значение среды как фактора, определяющего направление эволюционного процесса. Только конкретные соотношения, устанавливающиеся между средой и организмом в его жизненных процессах и размножении, решают вопрос о направлении эволюции. Ни организм, ни среда сами по себе не ответственны за это направление. Закон необратимости эволюции является одним из лучших доказательств этого положения. Он означает фактическую неповторимость сложного исторического процесса развития органических форм.

4. НАПРАВЛЕННЫЕ ПРОЦЕССЫ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА В ЦЕЛОМ

> Это усовершенствование неизбежно ведет к постепенному повышению организации большей части живых существ во всем мире.
>
> Ч. Дарвин.

Эволюция органического мира в целом имеет прогрессивный характер — она неуклонно ведет к усложнению организации, к созданию все более высоких форм жизни. Это показывает вся сумма наших знаний, и об этом вполне убедительно свидетельствует палеонтология. Прогрессивная дифференцировка организмов сопровождается, конечно, и усложнением всей их жизненной обстановки. С эволюцией организмов изменяется и среда их обитания.

В процессе эволюции органического мира в целом происходит именно не специализация (конкретная специализация является всегда лишь временным эпизодом в этом процессе), а общее совершенствование — усложнение организации, развитие высших форм жизни.

В исторических преобразованиях организмов большинство приспособлений имеет лишь кратковременное существование — они возникают и исчезают соответственно преходящему значению тех или иных факторов окружающей среды. Изменяется пища и способ питания, исчезают одни враги и появляются другие, меняются средства защиты, возникают новые конкуренты и меняется образ жизни.

Некоторые приспособления имеют, однако, более общий характер — они сохраняют свое значение на обширных пространствах и в разных экологических условиях. Такие более широкие адаптации сохраняются дольше. Некоторые приспособления имеют почти универсальное значение. Тогда они входят прочно в состав признаков организации данной группы и всех ее потомков, т. е. становятся характеристикой известной филогенетической ветви. Так, например, жабры, как приспособление к дыханию в водной среде, более совершенное, чем простое кожное дыхание, приобретают длительное значение, так как они оказываются полезными для водных животных, живущих в самых различных условиях (как морских, так и пресноводных, как донных, так и пелагических, для планктонных и нектонных и т. д.). То же самое касается и органов

воздушного дыхания — легких. Такие органы, будучи раз приобретены, длительно сохраняются у потомков — до тех пор пока они вообще живут в воде (жабры) или в воздушной среде (легкие).

Еще более универсальное значение имеют органы чувств. Однажды возникнув как приспособления, позволяющие животному ориентироваться в пространстве, они сохраняют свое значение при любых сменах среды (за исключением случаев регресса, стоящего в связи с утратой активности животного). Органы чувств позвоночных животных — органы зрения, слуха, равновесия, обоняния и вкуса — возникли еще у их предков, живших в воде. Они развивались прогрессивно у бесчелюстных позвоночных, достигли еще большего совершенства у рыб, однако не потеряли своего значения и при переходе водного животного к жизни на суше. Наоборот, наземная жизнь предъявила еще большие требования к животному, органы чувств получили огромное значение и достигли наивысшей сложности строения и наибольшего совершенства у высших позвоночных, именно у млекопитающих. Органы чувств, приобретаемые в одной среде, хотя бы и весьма ограниченной, не теряют своего значения и в почти любых иных средах — они становятся постоянными элементами организации. Конечно, это не исключает возможности регресса. Но мы здесь говорим лишь об общей линии исторического развития, которая идет под знаком прогрессивного усложнения организации. Универсальное значение приобрели кишечник, кровеносная и выделительная системы с самого начала их возникновения. То же самое можно сказать и о конечностях как органах движения, и о многих других органах.

Другие органы и приспособления — чешуи покровов, различные кожные выросты защитного характера, приспособления конечностей к различным специальным способам передвижения, окраска животного — имеют весьма ограниченное значение в масштабе общей прогрессивной эволюции. При смене условий обитания они быстро исчезают и заменяются другими подобными образованиями.

Органы, обладающие более универсальным значением, удерживаются, однако, организмом надолго или навсегда, так как оказываются полезными во всяких условиях внешней среды.

В процессе эволюции происходит поэтому постоянное накопление приспособительных признаков широкого значения. Это приводит не только к прогрессивному усложнению строения животного, но и к постепенной выработке общих основ организации, которая остается характеристикой для всей восходящей филогенетической ветви. Вырабатывается то, что называют типом организации.

Такое накопление приспособлений широкого значения сопровождается, конечно, и установлением соответствующих функциональных соотношений между системами и органами (органы чувств—нервная система—мышечная и т. п.). Сказанное касается всех стадий онтогенеза, так как черты организации возникают и оформляются на всем его протяжении; следовательно, и у зародыша происходит накопление признаков, формообразовательных реакций и корреляционных механизмов, определяющих развитие организационных признаков, т. е. приспособлений широкого значения. В онтогенезе происходит поэтому накопление реагирующих механизмов, определяющих реализацию формообразовательных реакций широкого приспособительного характера. Вместе с тем организм освобождается в своем развитии от случайных колебаний в факторах внешней среды. Онтогенез приобретает более автономный характер, и организм становится более устойчивым. В результате всех этих процессов происходит не только прогрессивное усложнение организации со всеми ее функциями, но и нарастание известного универсализма организации.

Возникает не только более сложная, но и заметно более совершенная, более устойчивая, но вместе с тем и более пластичная организация.

Все большее значение приобретают различные регуляторные механизмы. Система морфогенетических и эргонтических корреляций усложняется и дополняется многочисленными физиологическими корреляциями, контролирующими течение всех жизненных функций.

В этом процессе усовершенствования организации, сопровождающегося нарастанием известного универсализма, совершенно особую роль играет прогрессивное развитие центральной нервной системы. Быстрая и возможно полная ориентировка в пространстве и точная координация движений имеют исключительно большое значение в жизни животного как для нахождения пищи, так и при защите от врагов. Прогрессивное развитие органов чувств и мышечной системы связано с развитием соответствующих нервных центров и отделов мозга. Кроме этого, и центральная нервная система испытывает прогрессивную дифференцировку, и в ней развиваются особые координационные центры и, наконец, области, ведающие высшими формами нервной деятельности.

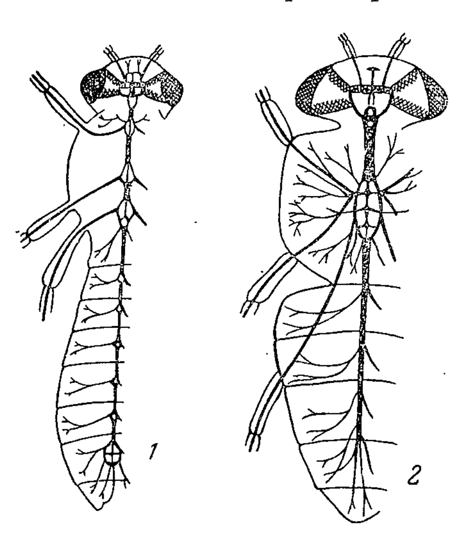


Рис. 181. Концентрация нервной системы у насекомых (Из Ланга).

1 — нервная цепочка у комара *Chironomus plumosus*; *2* — концентрированная нервная система у мухи *Sarcophaga carnaria*. Пример направленных процессов в эволюции.

Прогрессивная концентрация нервной системы может быть установлена в эволюции всех активных форм беспозвоночных животных (рис. 181). Наиболее значительного развития и высшей степени концентрации достигает центральная нервная система паукообразных и насекомых, а также головоногих моллюсков как наиболее активных беспозвоночных. Тот же процесс неуклонной прогрессивной эволюции центральной нервной системы характерен и для позвоночных животных. В любой ветви позвоночных можно установить наличие прогрессивной эволюции головного мозга не только на основании сравнительно-анатомических данных, но и по прямым свидетельствам палеонтологии. Головной мозг панцирных хрящевых рыб — ископаемых Arthrodira (*Macropetalichthys*), вообще исключительно близких к современным акулам, был построен по тому же типу, как и мозг акуловых рыб. Однако он был неизмеримо более примитивным, с гораздо менее развитым передним мозгом. В настоящее время изучены объем и форма мозга очень многих ископаемых позвоночных (T. Edinger), и во всех филогенетических ветвях видно прогрессивное увеличение головного мозга, особенно высших его отделов. Это ясно из сравнения мозговой полости кистеперых рыб, стегоцефалов и современных амфибий, из сравнения различных рептилий, но еще яснее видно у птиц и млекопитающих. При сопоставлении слепка мозговой полости черепа меловой ископаемой птицы (*Ichthyornis*) и современной крачки (*Sterna*), обладающих одинаковой величиной тела и сходной формой черепа, видна огромная разница объемов, в особенности полушарий переднего мозга, в пользу современной формы (рис. 182). При таком же сопоставлении головного мозга ископаемых и современных копытных одинаковой величины можно установить еще более поразительные различия. Прогрессивное развитие головного мозга оказывается общей

характеристикой эволюции всех позвоночных животных, устанавливаемой во всех филогенетических ветвях. Очень высокие темпы эволюции головного мозга характеризуют историю птиц и млекопитающих. В эволюции млекопитающих прогрессивное развитие головного мозга приобретает доминирующее значение (рис. 183), особенно это имело место при эволюции хищных, различных копытных и еще в большей мере — при развитии приматов.

Приобретение высших отделов головного мозга позвоночных мы можем рассматривать как приспособление совершенно универсального характера, прогрессивное развитие которого имеет огромное значение в любых условиях существования. Поэтому процесс эволюции мозга идет неуклонно в одном только направлении общего прогресса (что не исключает расхождения в специальной дифференцировке мозга и не устраняет возможности застоя, а в исключительных случаях даже регресса).

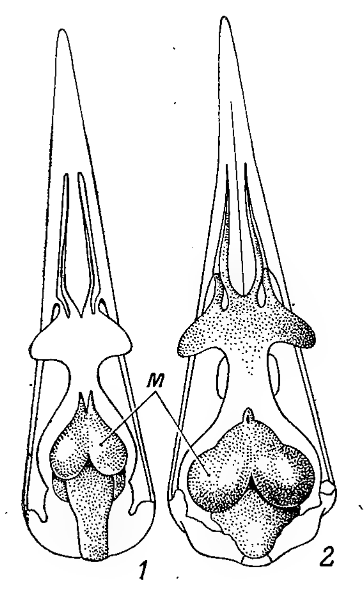


Рис. 182. Головной мозг ископаемой птицы *Ichthyornis* (мел) — *1* и современной крачки (*Sterna*) — *2*, сходных по величине тела и по образу жизни. *м* — полушария большого мозга.

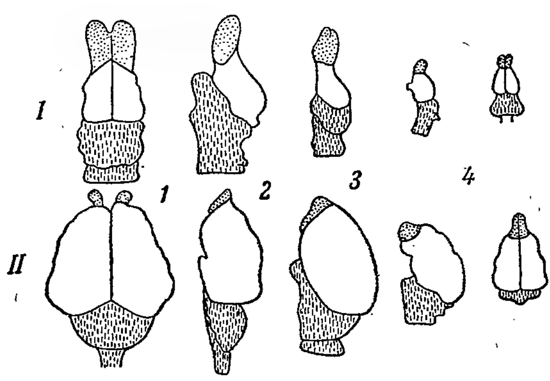


Рис. 183. Головной мозг ископаемых (*I*) и современных (*II*) представителей млекопитающих одного и того же отряда, сходных по величине тела. (По Осборну).

Точками обозначены обонятельные доли мозга; полушария переднего мозга оставлены белыми. *1* — мозг креодонта (*Arctocyon*) и собаки (*Canis*), вид — со спинной стороны; *2* — мозг первичного копытного (*Phenacodus*) и свиньи (*Sus*), вид сбоку; *3* — мозг непарнокопытного амблипода (*Coryphodon*) и носорога (*Rhinoceros*), вид сбоку; *4* — мозг амблипода (*Uintatherium*) и гиппопотама (*Hippopotamus*), вид сбоку и со спинной стороны.
Полушария переднего мозга у всех современных форм значительно крупнсс, чсм у ископаемых представителей той же группы. Примеры направленных процессов в эволюции.

Эволюция в целом идет, следовательно, все же в определенных направлениях прогрессивной дифференциации, ведущей к общему усложнению и усовершенствованию всей организации. Причиной этого является не существование какой-то внутренней направленности процесса эволюции, а усложнение жизненных условий, наступающее в результате самой эволюции. Наряду с постоянной специализацией большинства конкретных организмов, имеющей лишь преходящее значение, в процессе эволюции животных происходит постоянное и неуклонное нарастание известного универсализма организации. Значительную роль играет при этом дифференциация и концентрация нервной системы.

В эволюции позвоночных прогрессивное развитие центральной нервной системы начинает играть явно руководящую роль, и высшие их формы определяются уровнем развития полушарий головного мозга.

5. ИНТЕГРАЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

На протяжении всего изложения мы отмечали значение интеграции и интегрирующих факторов в индивидуальном развитии и в эволюции популяций и видов в целом. Однако, быть может, уместно было бы в заключение свести эти материалы вместе и еще раз подчеркнуть значение регулирующих механизмов как высшего выражения интеграции, не только в индивидуальном развитии и жизни особей и популяций, но и в процессе эволюции.

Дарвин считал — вслед за Бэром, — степень дифференциации и специализации, связанной с разделением труда между отдельными частями, лучшим показателем высоты организации. Однако дифференциация неизбежно связана с интеграцией специализированных частей и функций (гл. VI). Поэтому мы с неменьшим основанием можем считать показателем морфофизиологического прогресса и уровень интеграции.

Интеграция на молекулярном уровне организации

Само возникновение жизни связано с интеграцией на молекулярном уровне организации. Интеграция аминокислот в сложной молекуле белкового вещества и интеграция нуклеотидов в молекуле нуклеиновой кислоты были несомненно чисто химическими процессами. Однако объединение линейной структуры нуклеиновых кислот с белковыми телами и поддержание подвижного равновесия в сравнительно устойчивой системе означало, очевидно, возникновение нового качества — возможности самовоспроизведения как основы жизненных процессов. Только путем самовоспроизведения создавалось всегда множество сходных индивидуальностей, служивших материалом для естественного отбора быстрее нарастающих, более устойчивых систем с более точным механизмом самовоспроизведения. Это и лежит в основе возникновения и эволюции живых существ. Вместе с тем уже в самых элементарных жизненных процессах проявляется и наличие регуляторных механизмов, поддерживающих состояние подвижного равновесия.

Простейшим регуляторным механизмом является механизм обратимых химических реакций, скорость которых определяется относительной концентрацией реагирующих субстанций. Реакция замедляется по мере накопления ее продуктов вплоть до установления равновесия между противоположными процессами. Такие обратимые химические реакции, идущие при участии белковых катализаторов — энзимов — и лежат, очевидно, в основе регуляции жизненных процессов. Их действие можно себе представить в виде замкнутого цикла процессов синтеза, распада и ресинтеза.

Жизнь проявляется, однако, только во взаимодействии со средой, и, следовательно, внутренний регуляторный цикл каждой живой системы дополняется каналами связи с внешней средой. Из внешней среды черпается материал для построения тела живого существа и во внешнюю среду выделяются побочные продукты обмена веществ.

Если рассматривать живое существо как саморегулирующуюся систему, то общий механизм регуляции может быть представлен в виде следующей схемы (в скобках указано значение каждого звена в полном кибернетическом цикле): поступление веществ из внешней среды (входной канал связи); их ассимиляция внутри живого существа, синтез и восстановление упорядоченных химических и структурных компонентов живой системы под контролем нуклеопротеидов и комплекса энзимов (прямая связь и преобразование); накопление метаболитов и их воздействие на энзимы и нуклеопротеиды (внутренняя обратная связь), удаление неиспользованных и побочных продуктов обмена (выходная связь с внешней средой).

Элементарные формы жизни сохранились после возникновения организмов лишь в виде субмикроскопических тел вирусов, паразитирующих в растениях и животных. Очевидно, они подверглись известной дегенерации, утратив способность самостоятельного существования в связи с уничтожением простейших источников органического питания, которые захватывались более организованными формами живых существ.

Интеграция на клеточном уровне организации

Если оставить в стороне вирусы как единственных современных носителей наиболее элементарных форм жизни, то простейшей биологической системой является клетка. Разделение на ядерные и цитоплазматические компоненты было, вероятно, первой дифференцировкой клеточного тела. Оно сопровождалось интеграцией, завершившейся оформлением клеточного ядра. Самовоспроизведение ядерных субстанций и их особая ответственность в обеспечении преемственности органических структур привели к дифференциации и интеграции ядерных веществ, к обособлению генов и их объединению в хромосомах (генная и геномная интеграция).

В клеточном ядре сконцентрировался основной механизм наследственной передачи, регулирующий не только самовоспроизведение всей клетки в целом, но и физиологическое восстановление ее компонентов. Специфика молекулярных структур (нуклеиновых кислот), взаимодействующих с белковыми телами, определяет синтез некоторого комплекса энзимов, которые регулируют течение всего клеточного метаболизма. Основой всех проявлений жизнедеятельности являются обратимые процессы распада и синтеза, идущие в теле клетки при участии катализаторов и поддерживаемые на известном для данных условий уровне равновесия. Стабилизация органических систем в процессе их эволюции сопровождается развитием компенсаторных (буферных) механизмов, которые защищают организм от внешних влияний, вызывающих смещение установившегося равновесия.

Оставляя в стороне многочисленные факты физиологических компенсаций, мы укажем только на механизмы, обеспечивающие реализацию приспособленной нормы при наличии известных уклонений во внешних или внутренних факторах развития. Во всех этих случаях нормальный ход развития поддерживается существованием пороговых уровней реактивности живого вещества (клеток, тканей), обладающего известным запасом реагирующих субстанций. Такие морфогенетические регуляторные механизмы достигают наиболее полного выражения только в многоклеточных организмах (см. гл. VII, 2).

Хотя интеграция достигает наибольшей сложности только в многоклеточном организме, она всегда сопровождается и прогрессивной интеграцией молекулярных наследственных структур в хромосомах клеточного ядра. При этом регуляторные механизмы всего организма в целом отличаются неизмеримо большей сложностью, чем регуляции на уровне клеточной организации. Однако они строятся в конце концов все же на регуляциях клеточного метаболизма под контролем унаследованных структур ядра и цитоплазмы. Эволюция клетки не прекратилась с образованием многоклеточного организма. С одной стороны, она отражает всю эволюцию этого организма в своих наследственных структурах, и, с другой стороны, в эволюции самого онтогенеза клеточные структуры испытывают самую разнообразную и нередко крайнюю специализацию.

В заключение отметим, что пластичность и приспособляемость органических форм есть выражение непрерывной их перестройки, а устойчивость тех же форм определяется тем, что эта перестройка осуществляется под контролем клеточного регулирующего механизма, который прямо или косвенно детерминирован наследственной структурой ядерных субстанций. Основой подвижной устойчивости всех живых существ является регуляция физиологических и морфогенетических процессов адаптации на уровне клеточной организации (цитогенетический гомеостазис). Именно на этом уровне достигает своего полного завершения интеграция наследственных факторов любой, даже наиболее сложной особи.

В клетке, существующей как самостоятельный организм, прогрессивная дифференциация плазменных субстанций привела к обособлению многих органоидов и их функциональному объединению в теле различных протистов. На этих известных явлениях мы здесь не останавливаемся.

Интеграция на уровне организации многоклеточной особи

Возможности дифференциации в пределах одной клетки оказались все же ограниченными. Объединение многих одноклеточных организмов в сложных колониях давало гораздо бо́льшие возможности разделения труда. Обособление пропагационных элементов было, очевидно, первым шагом на этом пути. Дальнейшая дифференциация, обособление частей сомы с образованием клеточных комплексов и органов, неизменно сопровождалась соподчинением частей и их функциональной интеграцией в сложном многоклеточном организме (морфофизиологическая интеграция). Вместе с тем только в интегрированной системе из многих органически связанных клеточных элементов создавались наибольшие возможности для прогрессивной дифференциации.

Чем выше организация зрелой особи, тем более усложняются и процессы ее онтогенетического развития. Это связано, однако, с необходимостью координации частных процессов, согласования и течения во времени и пространстве. Зависимость этих процессов от внешних факторов дополняется взаимозависимостями между развивающимися частями. Это означает как дифференциацию, так и интеграцию процессов онтогенеза сложного организма. На базе унаследованной структуры зиготы развивается эпигенетическая надстройка, определяемая сложным взаимодействием внутренних и внешних факторов (эпигенетическая, или онтогенетическая, интеграция).

Все это сказывается и на реализации отдельных наследственных изменений. Чем выше дифференциация организма, тем сложнее и выражение каждой отдельной мутации. В особенности это касается сложного многоклеточного организма. Преломляясь через эпигенетические процессы, наследственные изменения приобретают свое специфическое выражение в каждой обособленной части, в каждой функции организма. Вместе с тем, однако, и в этих выражениях сказывается взаимозависимость частей в их развитии (элементарные корреляции; см. гл. VI, 3), и конечный эффект мутации является хотя и множественным, но вместе с тем и интегральным.

В половом процессе создаются каждый раз новые комбинации наследственных изменений, и всегда это означает не простое суммирование, а интеграцию их фенотипического эффекта. Естественный отбор имеет поэтому дело не с отдельными мутациями, а с глубоко индивидуальными фенотипами.

Как дифференциация, так и взаимосвязанность частей и функций возрастают по мере прогрессивной эволюции, и это сопровождается перестройкой всего механизма индивидуального развития (см. гл. VI, 3). Система

корреляций усложняется и приобретает в большей или меньшей степени регуляторный характер. Создаются регуляторные механизмы, обеспечивающие целостность развивающегося организма в его изменениях (онтогенетический гомеостазис, или, лучше, гомеорезис*, Уоддингтон).

Регуляторные системы индивидуального развития проявляют свое действие прежде всего как механизмы реализации нормальных фенотипов на основе унаследованных норм реагирования (регулирование по программе вместе с прямым регулированием соответственно условиям внешней среды; см. гл. VII, 2). Эти системы дополняются механизмами, защищающими развитие приспособленной нормы при наличии случайных уклонений во внешних и внутренних факторах (буферные механизмы), а также более сложными механизмами регуляции по замкнутому кругу с контролем исполнения по линии внутренней обратной связи.

Действие защитных (буферных) механизмов основано на компенсации дефектов за счет имеющихся внутренних запасов. В генетических механизмах поддержание нормального фенотипа обеспечивается наличием двойной дозы нормального гена в гомозиготе, избытком его активности, наличием блока полигенов или комплекса модификаторов в гетерозиготе. В морфогенетических (эпигенетических) системах развитие нормы обеспечивается известным запасом активности индуктора (эвокатора) и избыточностью реагирующего материала, а также продлением времени активности первого и реактивности второго. Точно так же нормальное формообразование поддерживается и избыточной системой зависимостей, известной под названием двойного и множественного обеспечения.

Действие регулирующих механизмов с обратной связью основано на более сложных взаимозависимостях. В этом случае изменение одного морфогенетического процесса влечет за собой изменение других процессов и других частей, которые в свою очередь определяют соответствующее изменение первого процесса, так что в результате получается целая цепь взаимно согласованных прогрессивных изменений данной формообразовательной системы в целом — в случае положительной обратной связи — или поддержание установившихся в ней нормальных соотношений — в случае отрицательной обратной связи (см. гл. VII, 2).

Все регуляторные взаимозависимости и защитные механизмы развиваются под действием естественного отбора, главным образом в его стабилизирующей форме. Естественный отбор является интегрирующим фактором эволюции (гл. VI, 4). С другой стороны, прекращение отбора и беспорядочное накопление мутаций означает дезинтеграцию, т. е. распад существующей организации (см. гл. VI, 3; VII, 5).

С развитием регуляторных механизмов онтогенез приобретает максимальную устойчивость и известную автономность; он мало реагирует на случайные уклонения в обычных факторах внешней среды. В этом выражается прогрессивная интеграция на уровне организации особи (см. гл. VI, 4, и VII, 2). Наибольшей сложности и вместе с тем наибольшей целостности достигает организм животных в зрелой фазе своего развития. Регуляция жизненных функций организма достигает удивительной точности у высших позвоночных — птиц и млекопитающих — с их постоянной температурой тела, постоянным составом крови, непрерывным кон-

* Гомеостазис (Homeostasis, греческое χομοιος — сходный, stasis — состояние) означает устойчивость подвижного равновесия данной системы (организма, популяции, вида) при достижении ею стационарного состояния и предполагает возможность его восстановления, т. е. регуляции при нарушении этого равновесия.

Гомеорезис (Homeorhesis, греческое ρχεο — течь) означает устойчивость путей развития организма (или популяции) в определенных условиях, т. е. поддержание внутреннего равновесия на каждой стадии развития, смещение точки равновесия при переходе от одной стадии к другой и восстановление равновесия, т. е. регуляцию в случаях его нарушения.

тролем в процессах окисления и восстановления, с регуляцией клеточного питания и дыхания (физиологический гомеостазис). В этой регуляции использованы у живых существ как физические, так и химические средства. Однако высшая степень физиологической интеграции достигается при обособлении специальных механизмов, регулирующих жизненные функции всего организма в целом — органов химической регуляции в виде эндокринной системы и органов трофической и сенсорно-мышечной регуляции с помощью нервной системы у животных. Именно нервная регуляция функций и достигает наибольшей сложности у высших беспозвоночных — насекомых — и у высших позвоночных — птиц и млекопитающих. В этих случаях регуляция строится отчасти на автоматизме унаследованной способности к реакциям на внешние и внутренние раздражения (безусловные рефлексы и инстинкты, особенно у насекомых), но в значительной мере и на автоматизации индивидуальных реакций в виде условных рефлексов, вырабатываемых жизненным опытом в сложной реальной обстановке. Все регуляторные циклы нервной системы охватываются настраивающими линиями связи с высшими нервными центрами.

Интеграция надындивидуальных систем

Хотя эволюция живых существ находит свое наиболее яркое выражение в повышении интегрированности особи, ее процессы развертываются однако, не в особях, а в надындивидуальных биологических системах — популяциях и биоценозах (см. гл. II—V). Это означает наличие известной организации и в этих системах. Если эволюция организмов протекает в надындивидуальных системах, то это, конечно, связывается с перестройкой и самих систем. Если эволюирует организация особей, то меняются и популяции, и виды в целом, а также биоценозы, в состав которых входят данные виды. Поэтому можно говорить и об эволюции высших биологических систем — популяций, видов и биоценозов в целом. Более того, с установлением дарвиновской концепции эволюции, дополненной современными представлениями о подвижной генетической структуре популяций, мы рассматриваем именно биогеноценоз как арену первичных эволюционных преобразований и популяцию как элементарную эволюирующую единицу (см. гл. III, 1).

В основе всех преобразований лежат изменения в соотношениях между организмом и средой. Первый толчок для эволюционных преобразований дается нередко геофизическими изменениями, ведущими к перераспределению организмов в пространстве (см. гл. V). Однако наибольшее значение имеет постоянное изменение взаимоотношений между самими организмами в конкретных биоценозах. В исторических изменениях указанных надындивидуальных систем можно также установить наличие процессов дифференциации и интеграции.

Популяция как саморегулирующаяся полиморфная система. В эволюции наиболее существенной надындивидуальной системой является популяция, т. е. локальное объединение особей. В популяциях обычно ясно проявляется гетерогенность состава и устойчивая подвижность их структуры. Указанная подвижность структуры популяции покоится у разных организмов на несколько различной основе, и это связано со способами размножения, с высотой организации и механизмом индивидуального развития. У наиболее простых форм — бактерий и низших грибов — подвижность структуры популяции строится, по-видимому, только на мутациях и простом переживании (отборе) особей. Мутации возникают с большой легкостью и нередко вполне жизнеспособны в определенных условиях питания, температуры и влажности субстрата. Простота выражения мутаций (изменение в выборе потребляемых веществ и изменение в составе метаболитов), которые редко сопровождаются заметными структурными изменениями, связана с простотой организации (см. гл. II, 3). Уже у протистов выражения мутаций более многообразны.

В сложном, многоклеточном организме растений и особенно животных дифференциация частей и функций приводит к тому, что каждая мутация, означающая и в этом случае изменение клеточного метаболизма, получает всегда множественное выражение (плейотропия). В каждой части организма выражение мутации определяется дифференцировкой и физиологическим положением этой части и, с другой стороны, проявляется в изменении развития и в специфике дальнейшей ее дифференциации.

Чем многообразнее выражение мутации, тем менее вероятна благоприятная ее оценка в обычных условиях существования. Если одно из выражений может в известных случаях приобрести положительное значение, то совершенно невероятно, чтобы и другие выражения той же мутации оказались хотя бы лишь индифферентными. В целом почти любая мутация, нарушая установившиеся нормальные соотношения частей и функций, окажет вредное (дезинтегрирующее) влияние, которое проявится в снижении приспособленности, жизнеспособности и плодовитости организма (см. гл. II, 3). Под влиянием стабилизирующей формы естественного отбора, при элиминации всех неблагоприятных изменений, т. е. практически почти всех мутаций, будет поддерживаться существование установившейся интегрированной организации и вместе с тем при единообразных внешних условиях — также почти полная однородность данной популяции. Стабилизирующий отбор мог бы привести к иммобилизации и эволюционному застою. Этому противодействует, однако, у большинства растений и животных, с одной стороны, многообразие условий существования и, с другой стороны, половой процесс, который приводит к разнообразному комбинированию мутаций. Среди этих комбинаций возможны и гармонические сочетания, ведущие не только к сохранению нормальной жизнеспособности, но, хотя и редко, и к каким-либо благоприятным изменениям (см. гл. II, 3). Такие сочетания могут сохраняться и распространяться в популяции при вегетативном или однополом размножении. Они могут удерживаться и при нормальном двуполом (амфимиктическом) размножении, если благоприятные сочетания определяются сцепленными генами. С этим обстоятельством связано, вероятно, и само возникновение хромосом как интегрированных индивидуальностей наследственной субстанции.

Уже сам половой процесс ведет к интеграции надындивидуальных биологических систем — популяций, внутри которых происходит не только накопление, обмен и комбинирование мутаций, но и регуляция генетической структуры самих популяций.

С появлением амфимиктического размножения устанавливается новая структура популяции. Вместо обособленных линий, связанных лишь общностью происхождения, в популяции возникают новые связи между генерациями на основе непосредственного обмена субстанциями цитоплазмы и ядра. Это означает уже известную степень интеграции. Диплоидия увеличивает возможности накопления и комбинирования мутаций и создает наиболее благоприятные условия для отбора сбалансированных сочетаний. Одновременное присутствие двух аллелей определенного гена дает возможность установления градаций в выражении мутаций. Взаимодействие аллелей, а также негомологичных генов в процессах клеточного метаболизма и индивидуального развития всего организма в целом ведет к разнообразным проявлениям мутаций и их комбинаций в фенотипах особей. В последних находит свое выражение, как уже подчеркивалось, не суммарный, а именно *интегральный эффект суммирования мутаций*.

С установлением диплоидности усложняется и генетическая система популяции. Накопление мутаций вследствие постоянного процесса мутирования, их распространение при половом размножении и их элиминация при естественном отборе фенотипов ведут к установлению известного равновесия между этими процессами. Это означает поддержание концентрации мутантных генов в популяции на определенном уровне: более высоком для нейтральных, условно или частично благоприятных мутаций, и более низком — для неблагоприятных (см. гл. II, 3).

Свободное скрещивание в панмиктической популяции ведет к равномерному распределению всех мутаций в гетерозиготном состоянии. Поэтому для популяции диплоидных организмов с обоеполым размножением гетерозиготное состояние по всем мутантным генам является первичным. В этом состоянии они становятся объектом естественного отбора.

Если выражение мутации неблагоприятно для жизни и размножения мутантных особей, то такие гетерозиготы либо полностью элиминируются, либо выражение мутации постепенно погашается в процессах комбинирования и естественного отбора (см. гл. III, 3) наиболее жизнеспособных комбинаций. Тогда мутация становится рецессивной и сохраняется в популяции в составе скрытого резерва ее изменчивости. Если выражение в гетерозиготе хоть в какой-либо мере благоприятно, то оно усиливается в процессе отбора наиболее жизнеспособных в данных условиях комбинаций. Мутация становится доминантной, постепенно размножается, и если при появлении гомозигот они также окажутся вполне приспособленными, она быстро завоюет популяцию и войдет в состав новой нормы. Если же гомозигота будет менее жизнеспособной (что является почти общим правилом, так как в гомозиготе генетический баланс и эпигенетические связи нарушаются), то интеграция в ней окажется невозможной. Мутация будет сохраняться в популяции только в гетерозиготном состоянии (таковы некоторые летали, полулетали и вообще многие известные мутации).

В большинстве случаев мутации имеют множественное выражение, из которых, быть может, лишь одно оказывается положительным, а все другие — отрицательными. В процессе естественного отбора наиболее жизненных комбинаций положительные выражения могут стать доминантными, а отрицательные — рецессивными. В этом случае гомозиготные мутанты всегда оказываются менее приспособленными (жизнеспособными), так как в них проявляются все отрицательные выражения таких мутаций. Однако и бывшая норма вытесняется из популяции, так как она не обладает преимуществами гетерозиготной мутации. Гетерозигота оказывается в данных условиях более жизнеспособной, чем каждая из гомозигот (сверхдоминирование; см. гл. II, 3). *Естественный отбор в его стабилизирующей форме будет поддерживать постоянную гетерозиготность особей* данной популяции. Вместе с тем стабилизирующий отбор будет *способствовать полной интеграции такой генетической системы* и выработке наиболее надежного механизма индивидуального развития организмов, гетерозиготных по многим таким генам. Это означает достижение известной устойчивости системы морфогенетических корреляций развивающейся особи.

Все сказанное относится к амфимиктическим «менделевским» популяциям. В случаях самоопыления или партеногенеза, а также при близкородственных скрещиваниях происходит гомозиготизация наследственного материала, и естественный отбор имеет тогда дело с популяцией разнообразных гомозиготных линий. За счет процесса мутирования возможно и возникновение новых форм, и постепенное создание более устойчивого эпигенетического механизма развития гомозигот. Стабилизация генетической основы развития может быть установлена лишь при условии достижения совершенного баланса между неаллеломорфными генами. Результат этот диаметрально противоположен тому, который имеет место в амфимиктических популяциях.

Популяция как элементарная эволюирующая единица обнаруживает, однако, не только определенность структуры, но и *способность к саморегуляции* своей численности, своей фенотипической и генетической структуры (генетический гомеостазис; I. Lerner), а также уровня своей стабильности и эволюционной пластичности (мобильности).

Численность популяции определяется темпом размножения при данных условиях питания и истребления. Фенотипическое многообразие форм регулируется естественным отбором в зависимости от разнообразия условий существования. Генетическое многообразие поддерживается на определенном уровне совместным влиянием мутирования, скрещиваний и естественного отбора. Гетерогенность популяции, а следовательно, и гетерозиготность большинства особей поддерживается первоначально разнообразием условий существования, локальными, сезонными и случайными уклонениями в этих условиях. Во всех этих частных условиях какой-либо из вариантов имеет свои преимущества, и это может привести к выработке устойчивого полиморфизма (гетероморфизма). Концентрация отдельных форм определяется тогда — при свободном их распределении — распространенностью локальных и случайных уклонений. Однако и сама концентрация известной формы может быть предметом естественного отбора, независимо от индивидуальных качеств отдельных вариантов. Так, редкая и менее устойчивая форма может иметь преимущества перед обычной, если не привлекает к себе такого внимания хищников, которые охотятся в основном за привычной добычей (A. Cain и P. Sheppard). Тогда устанавливается некоторая невысокая, но постоянная концентрация более редкой формы. В случае если особи, гетерозиготные по каким-либо генам, имеют некоторые частные (хотя бы в локальных или сезонных условиях) преимущества перед гомозиготами, то это также будет поддерживать существование устойчивого гетероморфизма (полиморфизма) в популяции (гл. II, 3).

Оптимальный уровень стабильности и эволюционной мобильности достигается действием стабилизирующей формы естественного отбора на основе индивидуальной элиминации менее устойчивых особей и межгруппового состязания в пределах популяции и всего вида в целом. Именно межгрупповое состязание и групповой отбор ведут к установлению оптимальных в данных условиях соотношений между основными факторами эволюции — мутабильностью, формами и темпом размножения, а также формами полиморфизма и генетическим механизмом его поддержания на оптимальном уровне.

Действием стабилизирующей формы естественного отбора при преобладании случайных уклонений во внешних факторах устанавливаются регуляторные механизмы индивидуального развития гетерозиготной нормы. В этом случае и сам стабилизирующий отбор становится механизмом, поддерживающим не только стабильность, но и оптимальную гетерозиготность особей данной популяции (I. Lerner.) Действием стабилизирующей формы естественного отбора в беспорядочно колеблющихся условиях существования создаются внутренние регуляторные механизмы, обеспечивающие развитие устойчивой нормы (онтогенетический гомеорезис). В особенности это касается животных, активно мигрирующих и подыскивающих себе подходящую среду для обитания. В этом случае большое значение приобретает устойчивость единой приспособленной нормы и наличие легко обратимых физиологических регуляций. Такие популяции становятся фенотипически однородными (мономорфными). Наличие регулятор-

ных механизмов онтогенеза несет в себе дальнейшие возможности накопления мутаций в скрытом виде, и это ведет к прогрессивному усложнению генетической структуры популяции.

Так мутабильность, половой процесс, диплоидность и панмиксия под руководством стабилизирующей формы естественного отбора ведут к созданию оптимальных условий накопления наследственных изменений, их комбинирования и интеграции не только в особях, но и в популяциях. Создаются сбалансированные наследственные сочетания в особях и устойчивые генетические системы в популяциях. Последние обладают известным резервом наследственной изменчивости, свободно используемым в качестве материала при всех эволюционных преобразованиях. Кроме того, и сама мутабильность подвержена наследственным изменениям и также поддерживается на оптимальном для данных условий уровне действием естественного отбора, что ведет к регуляции самой мобильности популяций (Р. Л. Берг).

В результате всех этих процессов создается сочетание стабильности индивидуального развития при нередко видимой однородности фенотипов со стабильностью весьма сложной, но скрытой генетической структуры популяции. В обоих случаях эта стабильность основана на существовании регуляторных механизмов (гомеостат), обеспечивающих согласованное изменение данной системы при изменении условий ее существования. Поэтому стабильность особи сочетается с ее приспособительной реактивностью, а стабильность структуры популяции — с ее исключительной эволюционной мобильностью. Устойчивость для данного момента и данных условий сочетается с максимальной пластичностью при изменении этих условий в пространстве и во времени.

Регулирующий механизм в системе популяции и вида в целом поддерживается существованием скрытого резерва наследственной изменчивости. Последний является таким же запасом, обеспечивающим возможность защитной реакции, как и забуференность физиологических норм, и защитные механизмы формообразовательных процессов (см. гл. VII, 2).

Все регуляторные механизмы, как выражение высшей степени интеграции, увеличивают устойчивость данной системы. Это имеет исключительное значение в борьбе за существование в условиях всегда колеблющихся факторов внешней среды. Нельзя не подчеркнуть еще раз значение регулирующих механизмов онтогенеза (онтогенетический гомеорезис), обеспечивающих развитие нормального фенотипа в самых разнообразных физических условиях. Это значение состоит не только в поддержании приспособленности и жизнеспособности особей, устойчивости популяции и жизни вида в целом. Регулирующие механизмы онтогенеза создают очень благоприятные условия для прогрессивной эволюции. Если они связываются с высокой индивидуальной приспособляемостью организма к внешним условиям, то это не только увеличивает устойчивость популяции, но и ставит ее в более благоприятное положение при более радикальных изменениях во внешней среде. Если эти изменения среды приобретают постоянный характер, то и приспособительные изменения организма (конкретные модификации) неизбежно фиксируются в результате действия стабилизирующей формы отбора в качестве нового признака организации (см. гл. III, 3). Регуляторные механизмы ведут, таким образом, к непосредственному включению конкретных модификационных изменений в русло эволюционных изменений организации. Вместе с тем они способствуют накоплению и интеграции соответствующих наследственных изменений в особях, популяциях и видах, создавая тем самым благоприятную основу для дальнейшего действия естественного отбора. Они определяют устойчивое равновесие генетической структуры

популяций при данных условиях существования и чрезвычайную ее подвижность при изменении этих условий.

Наличие защитных механизмов индивидуального развития приводит также к тому, что видимые проявления мутаций ограничиваются в большинстве случаев лишь немногими признаками, не имеющими важного жизненного значения, и не затрагивают более существенных черт организации. Развитие последних оказывается забуференным соответственно их значимости для жизни особи во всех условиях ее реального существования. Таким образом, сама мутационная изменчивость сдерживается в своих проявлениях некоторыми допустимыми в данных условиях пределами. Последние определяются возможностью переживания в некоторых, хотя бы и редких условиях изменчивой внешней среды. Не только мутабильность в ее количественном выражении, но и все ее явные проявления оказываются под контролем естественного отбора в условиях данного биоценоза, т. е. определяются соотношениями между популяцией и системой биогеоценоза, в которую входит данная популяция.

Под действием индивидуального стабилизирующего отбора создаются регулирующие механизмы развития особей, а следовательно, и всех типичных форм полиморфной популяции. Стабильность в развитии различных генетических форм (в частности, гетерозиготных) означает поддержание установившегося полиморфизма, т. е. определенной структуры популяции. Таким образом, индивидуальная стабильность организации с неизбежностью влечет за собой и устойчивость структуры популяции, и наличие механизмов, обеспечивающих поддержание этой структуры (генетический гомеостазис). С другой стороны, и групповой отбор ведет к поддержанию популяций на известном уровне их устойчивости. Это означает, однако, сохранение внутривидовой дифференциации, и следовательно, структуры высших систем — рас и видов — также на определенном уровне, т. е. наличием гомеостатического механизма и внутри политипического вида в целом.

Интеграция в системе вида. В процессе расселения особей определенного вида организмов он распадается на более или менее обособленные популяции. В условиях частичной пространственной или экологической изоляции некоторых популяций вид дифференцируется на расы и подвиды. Такие подразделения имеют также значение надындивидуальных биологических систем. Они характеризуются определенной структурой и гомеостатическим механизмом ее поддержания. Определенность структуры рас и подвидов связана с закономерным распределением по биотопам при локальных различиях в условиях жизни и размножения. Она обеспечивается мутированием, индивидуальным и групповым естественным отбором. Целостность таких систем поддерживается панмиксией, как и в популяциях, а границы определяются географической или экологической изоляцией.

Однако основной таксономической единицей, и вместе с тем наиболее интегрированной надындивидуальной системой, является вид. Вид представляет несомненно важнейшую и притом вполне целостную, обычно ясно отграниченную биологическую систему. Ее целостность поддерживается панмиксией, границы — генетической и физиологической изоляцией. Определенность структуры вида связана с географическим распределением его подразделений, с распределением их по экологическим нишам и с соответствующими различиями в условиях жизни и размножения.

Если для популяций характерно совершенно свободное скрещивание между ее особями, для вида в целом не менее характерно более или менее значительное ограничение панмиксии вследствие наличия топографических, экологических и сезонных барьеров для свободного скрещивания. Все же целостность амфимиктического вида определяется не только

общностью происхождения и морфофизиологическим сходством ее особей, но и систематическим скрещиванием в результате более или менее частого обмена мигрантами. Вид в целом отличается от популяции и по своей структуре. Для популяции характерна дифференциация, выражающаяся в генетическом полиморфизме (гетероморфизме), при котором особь любой формы свободно скрещивается с особями других форм и вновь воспроизводит особей разных форм без каких-либо ограничений. Этим и поддерживается установившийся полиморфизм. Для вида в целом, кроме этого полиморфизма, который может различаться в разных популяциях, характерна другая дифференциация форм, связанная с ограничением панмиксии, т. е. с наличием указанных барьеров. Уже небольшое экологическое расхождение приведет к углублению различий между популяциями. Расселение по известной территории всегда означает топографическое обособление популяций, дальнейшие ограничения скрещиваний и возникновение географических рас и подвидов. Монотипический вид при этом превращается в дифференцированный, политипический вид. Политипия всегда есть результат эволюции в условиях относительной изоляции, но в основе ее развития лежит все же внутрипопуляционный полиморфизм, который перестраивается соответственно локальным условиям существования.

Между полуизолированными популяциями неизбежно устанавливается межгрупповое соревнование, ведущее через вытеснение одних групп другими к прогрессивной эволюции всей системы в целом. Если эволюция популяции определяется соревнованием и избирательной элиминацией ее особей, то э в о л ю ц и я в с е г о в и д а в ц е л о м определяется не суммарно эволюцией отдельных популяций, а я в л я е т с я и н т е г р а л ь н ы м э ф ф е к т о м м е ж п о п у л я ц и о н н ы х в з а и м о о т н о ш е н и й с соревнованием и вытеснением целых групп — популяций, рас и подвидов.

При изменении в условиях существования в каждой популяции отбираются наиболее приспособленные и устойчивые особи, а в межгрупповом соревновании всегда побеждают наиболее мобильные популяции. Это ведет к прогрессивному развитию способов адаптации, к развитию гомеостатических систем и к совершенствованию самого механизма эволюции.

В частности, именно на основе межгруппового соревнования и группового естественного отбора создаются оптимальные для данных условий уровни и величины целого ряда признаков, характеризующих эволюционную пластичность (мобильность) надындивидуальных биологических систем в пределах вида (т. е. популяций, рас, подвидов и видов в целом). В первую очередь к этим признакам относятся мутабильность и величина резерва наследственной изменчивости, интенсивность размножения (а также его формы) и обмен наследственными факторами, организация и число хромосом, степень сцепления и регуляции перекреста (кроссинговера), выражения генетического и модификационного полиморфизма, регуляция соотношений между разными полами и между возрастными формами, продолжительность жизни и ее этапов, плодовитость и скорость смены поколений и др.

В результате всех противоречивых процессов, характеризующих конкретные формы индивидуальной и межгрупповой борьбы за существование, при установившихся условиях существования и их распределении в пространстве создаются и определенная структура всего вида в целом, и механизмы, поддерживающие известное постоянство этой структуры.

При установившихся в общем условиях существования естественный отбор приобретает стабилизирующий характер и ведет к созданию гомеостатических механизмов, регулирующих взаимоотношения между данным видом и другими компонентами биогеоценоза. Эти механизмы находятся, конечно, под контролем наследственной структуры особей, популяций и всего вида в целом, которая создается в процессе эволюции при руководящей роли индивидуального и группового естественного отбора.

Генетический механизм поддержания устойчивого полиморфизма в популяциях и во всем виде может быть очень прост, но может достигать и большой сложности (см. гл. II, 2).

Одним из важнейших механизмов регуляции состава популяции и вида является сохранение численного соотношения полов. Генетический механизм этой регуляции иногда очень прост и обусловливается простым расщеплением блока сцепленных факторов, локализованных в половой хромосоме (по типу xx и xy). Это дает обычное соотношение 50% каждого пола. У многих животных численное соотношение полов определяется — при наличии того же механизма — несколько сложнее, именно балансом факторов, локализованных в половых хромосомах и в аутосомах. Возможен и геномный механизм определения пола целым набором хромосом (перепончатокрылые). Наконец, участие эпигенетических факторов реализации половых признаков делает возможным и переопределение пола, и изменение численных соотношений между полами. Последнее может регулироваться и естественным отбором при разной жизнеспособности гамет или зигот.

Все эти механизмы обусловливают типичное для данного вида соотношение полов, а вместе с эпигенетическими факторами и внешнее выражение полового диморфизма.

Целостность политипического вида поддерживается обменом мигрантами. Прекращение скрещиваний при расхождении продуктов дифференциации — географических и экологических рас — означает дезинтеграцию — распад старого вида и становление новых (см. гл. IV).

Дифференциация и интеграция биологических систем достигают высшего уровня в организации особи. Однако жизнь особи ограничена во времени. Эволюция же безгранична и разыгрывается в надындивидуальных системах — популяциях, расах и видах. В процессе эволюции перестраиваются не только индивидуальные единицы — организмы, но и эти надындивидуальные системы. И в них можно установить процессы прогрессирующей дифференциации и интеграции. Однако на уровне сформирования политипического вида дальнейшая интеграция прекращается, а продолжающаяся дифференциация (расхождение) ведет к возрастающему многообразию органических форм.

Интеграция в системе биоценоза. Разнообразные органические формы, оформившиеся как самостоятельные виды, неизбежно сталкиваются между собой на одном и том же пространстве, и это ведет к разделению сфер влияния — захвату самых разнообразных экологических ниш и совместному существованию разных видов в определенных биотопах. Таким образом, создаются более сложные синтетические биологические системы — биоценозы. Эти комплексные системы дифференцируются далее и получают определенную, довольно устойчивую структуру, которая обусловливается распределением видов и рас по экологическим нишам, условиями их жизни и размножения. Основным фактором, поддерживающим целостность биоценоза, т. е. интегрирующим фактором, служат здесь главным образом пищевые взаимоотношения (см. гл. III, 1). Активная регуляция структуры биоценоза осуществляется через посредство межвидовой борьбы за существование (истребляемости и соревнования) при потенциально безграничной размножаемости, являющейся в данном случае, так же как и возможность викарного питания, эффективным защитным механизмом для каждой группы организмов.

Механизм поддержания равновесия в биогеоценозе имеет характер замкнутого цикла с отрицательной обратной связью. Увеличение числен-

ности данной популяции ведет к усиленному потреблению жизненных средств и ухудшению условий питания. В результате этого размножение сокращается, численность популяции падает, а это в свою очередь ведет к восстановлению запасов жизненных средств. Это — простейший цикл регуляции. Он усложняется по мере включения других циклов авторегуляции. Увеличение численности определенного вида стимулирует размножение истребляющих его хищников, а также его паразитов. Увеличение численности хищников и паразитов сокращает численность особей используемого ими вида. Уменьшение же численности последнего влечет за собой подавление размножения хищников и паразитов, а это в свою очередь стимулирует размножение особей первого вида и т. д. Таким образом, поддерживается в среднем некоторое состояние равновесия (биоценотический гомеостазис). Так как, однако, регуляция осуществляется здесь через посредство процесса размножения и, следовательно, сказывается не раньше, чем в следующем поколении, то реакция каждый раз запаздывает. Это запаздывание означает воздействие на популяцию в другой фазе ее изменений (с большей или меньшей численностью). Происходит либо сложение, либо вычитание эффектов воздействия, и в результате этого — периодические колебания численности, которые при суммировании нескольких таких воздействий могут принять характер вспышек массового размножения, чередующихся с периодами почти полного уничтожения (в технических системах регулирования запаздывание в передаче сигнала также ведет к колебаниям и иногда резким возмущениям на выходе системы). Возможность использования укрытий, возрастающая при малочисленности истребляемого вида, а также возможность викарного питания как для хищника, так и для жертвы являются дальнейшими средствами регуляции численных соотношений, которые могут привести и к нивелированию указанных колебаний. Пищевые связи в биогеоценозах, конечно, не ограничиваются указанной простой схемой. Они включают истребление самих хищников, явления сверхпаразитизма, симбиоз и другие взаимоотношения, которые все, однако, ведут к авторегуляции установившейся структуры биоценоза (см. гл. III, 1).

Движущими силами, регулирующими структуру, а следовательно, и эволюцию целых биоценозов, являются и здесь внутренние взаимоотношения между элементами биоценоза.

В этом эволюционном процессе широкого масштаба перестраиваются постепенно целые флоры и фауны — вся жизнь, как в воздушной, так и в водной среде, как на суше — материках и островах, так и в морях и океанах.

В основе всех этих преобразований лежит, однако, эволюция наиболее интегрированных систем — организмов как индивидуальных представителей видов. Эволюция организмов представляет собой определенно направленный и, следовательно, регулируемый процесс, главные закономерности которого были вскрыты Дарвином. Поэтому, разобрав многие детали, лежащие в основе эволюционного процесса, мы не должны забывать и основного — того, что в процессе эволюции в целом осуществляется ее *регуляция* через посредство последовательного ряда факторов: *контроля качества отдельных особей* (фенотипов) данного вида в биогеоценозах, *элиминации* особей, менее в данных условиях преуспевающих, *естественного отбора и размножения* особей (и, следовательно, генотипов), выдержавших все испытания на всех этапах их индивидуального развития и жизни. Защитным механизмом является при этой регуляции для каждого вида организмов его потенциальная размножаемость в условиях панмиксии, а также резерв наследственной изменчивости и возможная мутабильность. Этот механизм регуляции эволюционного процесса дополняется еще межгрупповым соревнованием форм и популяций в скорости приспособления к меняющимся условиям существования. При этом селекционное преимущество неизменно оказывается на стороне высоко мобильных популяций особей с наиболее развитыми регуляторными механизмами. Это ведет к дальнейшему прогрессу таких механизмов.

6. САМОРЕГУЛЯЦИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Все биологические системы являются ограниченно открытыми системами. Входные каналы, связывающие их с внешней средой, специализированы и находятся под контролем самих биологических систем. Они служат путями информации о состоянии внешней среды. Именно это и дает возможность адаптивного реагирования и регуляции своей структуры. Подчеркнем при этом, что *все регуляторные процессы осуществляются всегда за счет сил, действующих внутри данной системы*: метаболизма под контролем нуклеопротеидов ядра и комплекса энзимов внутри клетки, физиологических и морфогенетических взаимодействий и корреляций внутри особи, естественного отбора особей внутри популяции и отбора популяций внутри вида в целом, а также отбора видов внутри биоценоза. Следовательно, *биологическая регуляция есть всегда саморегуляция*, и это обстоятельство уже само указывает на организацию внутренних взаимозависимостей, т. е. на интегрированность данной биологической системы.

Биологические системы — клетка, многоклеточный организм, популяция, раса, подвид, вид — образуют единый ряд взаимосвязанных, иерархически подчиненных единиц. Исторические изменения этих систем поэтому всегда взаимообусловлены. Наиболее существенные и притом первичные процессы эволюционных преобразований протекают, как мы видели, в популяции, которую мы назвали элементарной эволюирующей единицей. Эти процессы определяются взаимодействием с высшей, синтетической системой — биоценозом. И биоценоз не является замкнутой системой — он связан с внешней средой многочисленными каналами и образует вместе с нею единство, которое мы называем (вслед за Сукачевым) биогеоценозом. Поэтому, хотя биоценоз, как и популяция, обладает внутренним механизмом саморегуляции и поддержания постоянства своей структуры в данных условиях существования, это, конечно, не означает сохранения этой структуры неизменной при изменении жизненных условий.

Однако и в исторических преобразованиях проявляется действие тех же гомеостатических механизмов, и сама эволюция оказывается регулируемым процессом непрерывной адаптации. В целом регулирующий механизм эволюции популяции может быть представлен в виде следующего цикла.

1. Борьба за существование внутри биогеоценоза. Воздействие биогеоценоза на популяцию путем прямого и косвенного истребления ее особей (входной канал связи).

2. Сравнительная оценка вариантов, т. е. фенотипов, при этом истреблении и в их дальнейшем размножении. Естественный отбор фенотипов внутри популяции (преобразование популяции, а следовательно, и ее наследственной структуры).

3. Спаривание и размножение отобранных особей. Увеличение концентрации соответствующих генов в популяции (передача и усиление прямой, т. е. наследственной, информации).

4. Индивидуальное развитие по унаследованной программе с прямой регуляцией. Реализация фенотипов (преобразование наследственной информации в обратную, фенотипическую).

5. Воздействие популяции на биогеоценоз путем захвата жизненных средств (выходной канал связи со средой, несущий информацию о состоянии популяции, через активную жизнедеятельность ее особей). Борьба за существование внутри биогеоценоза (контроль).

Регуляция эволюционного процесса осуществляется, таким образом, внутри популяции путем естественного отбора вариантов на основании их сравнительной оценки в биогеоценозе. Это означает наличие входной связи со средой. Результат регуляции передается через посредство сигналов наследственного кода половых клеток, усиливается в процессе размножения и преобразуется в сигналы обратной информации (фенотипы), поступающие в биогеоценоз по выходному каналу связи для контроля исполнения (фенотипов).

Таким образом, элементарный цикл эволюционных преобразований популяции может быть представлен в виде следующей схемы (рис. 184).

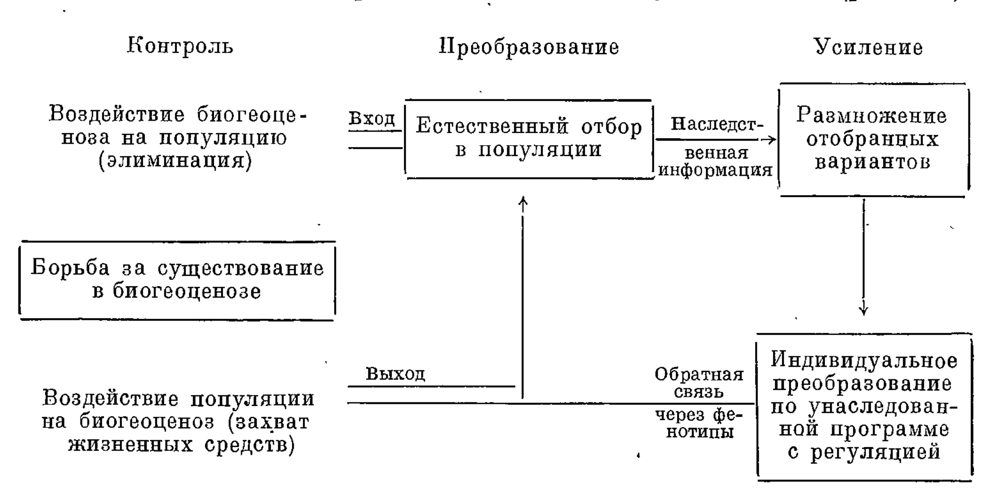


Рис. 184. Кибернетическая схема регуляции эволюционного процесса.

Этот кибернетический цикл является лишь перефразировкой дарвиновского понимания эволюции. Применение понятий кибернетики позволяет, однако, внести бо́льшую ясность в понимание значения отдельных звеньев этого цикла. В особенности это касается определения места, занимаемого борьбой за существование, как сложной системой контроля и важности расчленения этого понятия, а также значения количественной оценки многообразия форм как материала для естественного отбора. Рассмотрение этих вопросов выходит, однако, уже за пределы задач настоящей книги.

Обратим особое внимание на то обстоятельство, что регуляция эволюционного процесса осуществляется посредством циклического механизма с обратной связью на основе сопоставления полученных результатов (фенотипов) в реальных условиях существования популяции (т. е. в биогеоценозах). Сравнительная оценка особей завершается естественным отбором, что вместе с половым процессом ведет к преобразованию генетической структуры популяции.

Оценка новых фенотипов может быть положительной, и это ведет к их размножению, т. е. к увеличению концентрации соответствующих генов в популяции, а вместе с тем к суммированию и нарастанию их фенотипического эффекта в особях следующих поколений. Это — *движущая форма естественного отбора*. Оценка новых фенотипов может быть и отрицательной, что ведет к их элиминации, к уменьшению

концентрации соответствующих генов в популяции и к вычитанию их фенотипического эффекта. При этом наблюдается кажущееся возвращение к установившемуся фенотипу, т. е. проявляется действие *стабилизирующей формы естественного отбора*, поддерживающей устойчивость онтогенезов, фенотипов и всей структуры популяции.

В эволюции конкретных биологических систем движущая и стабилизирующая формы отбора не исключают друг друга. Наоборот, они всегда взаимодействуют. Однако в известных условиях преобладает либо одна, либо другая форма естественного отбора. Кроме того, преобразование в одних признаках организации может сопровождаться нормализацией других признаков и стабилизацией всего механизма индивидуального развития.

Движущая форма естественного отбора, т. е. *регуляция с положительной обратной связью*, характерна для саморазвивающейся системы в условиях адаптации к изменению в соотношениях с внешней средой (биогеоценозом).

Стабилизирующая форма естественного отбора, т. е. *регуляция с отрицательной обратной связью*, характерна для системы, достигающей стационарного состояния при данных условиях существования.

Во всех биологических системах имеется взаимодействие разных циклов регуляции, ведущее к саморазвитию системы соответственно данным условиям существования. При достижении оптимальных соотношений меняется относительная оценка приспособленной нормы и уклонений от этой нормы. Если все уклонения получают отрицательную оценку в биогеоценозе, то это означает установление отрицательной обратной связи в соответствующем цикле регуляции (т. е. стабилизирующий отбор). Это может привести к более или менее длительному стационарному состоянию данной системы при установившихся условиях существования. Для популяции это означает установление определенной генетической структуры, в том числе разных форм сбалансированного полиморфизма, а для вида в целом — поддержание его более или менее сложного строения, включающего как экологические, так и топографические выражения политипии. Для биоценоза это означает установление и поддержание гетерогенного его состава и сложившихся соотношений (в том числе — пищевых) между его компонентами. При изменении условий существования стационарное состояние, конечно, нарушается, происходит переоценка нормы и вариантов, а следовательно, и новое преобразование (движущая форма естественного отбора), т. е. дальнейшее саморазвитие данных систем (в первую очередь — изменение соотношений в биогеоценозе и перестройка генетической структуры популяции).

Эволюция организмов не исчерпывается, как мы видели, эволюционными преобразованиями отдельных популяций. В эволюции вида выражается не суммативный, а интегральный эффект межпопуляционных взаимоотношений. В межгрупповом соревновании выявляются качественные и количественные показатели процессов адаптации различных популяций, которые разрешаются в групповом естественном отборе. Таким образом, над элементарным циклом эволюционных преобразований популяций имеется надстройка в виде более широкого цикла преобразований, охватывающих весь вид в целом. В этом случае контролируется общий результат самого эволюционного процесса (и в частности, его скорость), протекающего в отдельных популяциях. Это ведет через отбор наиболее преуспевающих популяций к регуляции качества эволюционных преобразований в системе вида.

Таким образом, эволюция вида в целом протекает в *самонастраивающейся системе*, состоящей из элементарных циклов

регуляции в каждой популяции (а также расе, подвиде) и общей регулирующей надстройки в системе вида.

Однако информация о качестве преобразования дается в этом случае уже не отдельными фенотипами, а целыми популяциями особей. Основной мерой оценки является способность к расселению и вытеснению других популяций. Прямая информация дается генетической структурой преуспевающих популяций, которая передается и усиливается в процессах размножения, а преобразуется путем индивидуального и группового отбора.

В заключение этого обзора отметим, что основное значение всех регуляторных механизмов состоит в преодолении влияния случайных вредных воздействий (защитные механизмы и автономизация жизненных проявлений), в приспособлении к определенным условиям существования (адаптация) и к их закономерным изменениям (приспособительное реагирование), а также в максимальном использовании ресурсов окружающей среды для роста и размножения. Вместе с тем случайные явления, лежащие в основе эволюции (мутации, морфозы, случайная гибель и переживание особей, случайные скрещивания), по мере эволюции все более вводятся в русло закономерно направленных процессов (ограничение мутабильности и форм выражения отдельных мутаций, адаптивные модификации и физиологические реакции, избирательная элиминация, стабилизация нормального фенотипа, организация надындивидуальных систем и ограничение панмиксии), ведущих к ускорению темпов и совершенствованию самого механизма эволюции. Эволюция в целом приобретает в определенных условиях существования характер направленного устойчивого движения (филогенетический гомеорезис).

Физиологическая авторегуляция является общепризнанным основным свойством всех организмов. Значение же авторегуляторных механизмов в индивидуальном формообразовании и в эволюции оценено еще далеко не достаточно, и их изучение является в настоящее время наиболее актуальной задачей эволюционного учения.

7. ЭВОЛЮЦИЯ КАК ДИАЛЕКТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ

Теория Дарвина ввела в биологию действительно научное, чисто материалистическое понимание эволюции, т. е. исторического развития органического мира. Как теория, вполне объективно отражающая реальные явления природы, она содержит в себе элементы подлинной диалектики.

Материализм теории Дарвина выражается прежде всего в том, что она построена на существовании одних только материальных факторов. С материалистической позиции разрешается важнейшая проблема относительной целесообразности, проявляющейся во взаимоотношениях между организмом и окружающей его средой. Все в понимании организма, его развития, строения, реакций и его положения в природе проникнуто в теории Дарвина глубоким историзмом. Закономерный процесс эволюции органического мира от простейших форм жизни до высших представителей животного царства покоится на объективно случайных явлениях, вводимых в определенное русло сложным биологическим процессом борьбы за существование. В последней находят свое выражение различные формы взаимодействия между организмом и средой, определяемые в основном безграничным «стремлением» организма к сохранению своей жизни и размножению и «давлением» факторов среды, ведущим к уничтожению этой жизни и ограничению размножения. Признание единства наследственности и изменчивости в процессе воспроизведения, единства и взаимодействия внешнего и внутреннего в процессе эволюции и, наконец, непрерывности эволюции, органически связанной с прерывистостью органических форм, представляют элементы материалистической диалектики. Наиболее

глубоко диалектично, однако, в теории Дарвина понимание движущих сил эволюционного процесса.

Известно ленинское определение развития: «Развитие есть „борьба“ противоположностей. Две основные (или две возможные? или две в истории наблюдающиеся?) концепции развития (эволюции) суть: развитие как уменьшение и увеличение, как повторение, *и* развитие как единство противоположностей (раздвоение единого на взаимоисключающие противоположности и взаимоотношение между ними).

При первой концепции движения остается в тени *с а м о*движение, его *д в и г а т е л ь н а я* сила, его источник, его мотив (или сей источник переносится *во вне* — бог, субъект etc.). При второй концепции главное внимание устремляется именно на познание *источника* „*с а м о*“движения.

Первая концепция мертва, бледна, суха. Вторая — жизненна. *Т о л ь к о* вторая дает ключ к „самодвижению“ всего сущего; только она дает ключ к „скачкам“, к „перерыву постепенности“, к „превращению в противоположность“, к уничтожению старого и возникновению нового».*

И в процессе эволюции как одной из наиболее интересных и сложных форм движения мы не можем видеть лишь рост и повторение, хотя они и входят в понятие эволюции как необходимые ее элементы. Основным является образование новых качеств организма — новых форм жизни. Эти высшие проявления исторического развития жизни в целом являются результатом борьбы противоположностей — организма и среды как неразделимых частей единой природы.

В борьбе этих противоположностей, представляемых организмом и средой, во всей сложности их противоречий исторически развивается, эволюирует вся окружающая нас природа. В этой борьбе наиболее активны, конечно, сами организмы, и в их противоречиях мы видим движущие силы всей органической природы.

В эволюции мы имеем, однако, всегда дело не с отдельными особями, а с популяциями, т. е. с группами обычно спаривающихся между собой особей. Популяция является элементарной эволюирующей единицей. Движущие силы эволюции содержатся внутри системы, и в частности для вида — внутри этого вида, для популяции — внутри популяции. В противоречиях, возникающих между отдельными особями внутри группы и выражающихся во внутригрупповом соревновании, мы видим движущие силы, определяющие эволюцию данной группы — популяции или вида в целом. Поскольку именно эти внутригрупповые противоречия особенно ярки, Дарвин всегда подчеркивал остроту внутривидовой конкуренции. Противоречия эти имеют основное значение в процессе эволюции, определяя преобразования организма как члена популяции и как представителя данного вида.

Каждый организм, каждая особь выступает, однако, в борьбе за существование не только как член популяции, но и как член семьи или член колонии, и это приводит к эволюции форм размножения, организации семьи, организации колонии. Каждый организм является не только представителем вида, но и представителем рода, семейства, отряда и т. д., с остальными членами которых его связывают общие черты организации, а поэтому возникают и противоречия в общих потребностях. Это определяет эволюцию всей группы в целом. Можно указать некоторые общие черты эволюции даже для таких больших групп, как классы позвоночных. В частности, для млекопитающих мы отмечали как характерный процесс прогрессивное развитие конечностей, зубной системы и в особенности головного мозга и высших форм нервной деятельности.

---

* В. И. Л е н и н, Сочинения, 4-е изд., т. 38, 1958, стр. 358.

Поскольку фактически организмы сталкиваются между собой главным образом в характерных для них биогеоценозах, эти противоречия ведут и к эволюции целых биоценозов, их состава и их жизненных форм. Каждая особь выступает в сложных условиях борьбы не только как представитель своего вида, но и как элемент биоценоза, как представитель известной фауны и как активный компонент мира организмов и всей природы. В процессе эволюции преобразуются поэтому отдельные популяции и виды, систематические группы, биоценозы, целые флоры и фауны, весь мир организмов, а следовательно, и вся природа в целом.

Историческое развитие организма состоит в непрерывном образовании новых форм, и каждая новая форма противопоставляет себя старой и вступает с нею в борьбу за существование. В этой борьбе происходит постоянное уничтожение старого и выдвижение новых форм жизни. В течение эволюции происходит непрерывный процесс разделения единого вида (дифференциация) на противостоящие друг другу противоположности (формы, расы, разновидности), и в их борьбе (в межгрупповом соревновании) заложена основа расхождения признаков и дальнейшей дивергенции форм — принципа, ставшего важнейшим положением теории Дарвина. Внутривидовая дифференциация ведет при нарастающих противоречиях (межгрупповая борьба) к углублению различий и более полному обособлению нарождающихся групп (рас и подвидов). Содержание биологической системы вида перерастает свою форму и взламывает ее. Старый вид распадается на несколько новых видов. Постепенная внутривидовая дифференциация, связанная с накоплением мелких изменений, сменяется «революцией», означающей распад старого вида и рождение новых.

Видообразование является по всему смыслу теории Дарвина наиболее существенным качественным скачком (переходом количества в качество) — перерывом постепенности в непрерывном течении эволюции.

Борьба за существование становится в процессе эволюции все более сложной и все более напряженной. Усложнение борьбы неизбежно ведет к новому усложнению строения организма. Однако организм не только противостоит среде, он также связан с нею необходимостью добывания и выбора всех средств и условий собственного существования и размножения. По мере усложнения состава среды (главным образом биотической) и усложнения строения организма и связи организма со средой становятся все более сложными и глубокими.

Так, поднимаясь все выше, организм в своем историческом развитии достигает все более дифференцированных форм (которые образуют все более точно согласованное целое, т. е. процессы дифференциации всегда сопровождаются интеграцией). Это движение вперед не совершается по прямой и не является равномерным. Оно сопровождается частичными возвратами (регресс), частичными повторениями (конвергенция). Бурные, временами, темпы развития сменяются периодами почти полного застоя. В этой непрерывной эволюции заслуживают особого внимания более значительные качественные преобразования (скачки), ставящие организм в новое положение, оказывающееся исходным в широком наступлении на окружающую среду. Это — ароморфозы, знаменующие значительный подъем — установление высших форм организации с новыми органами и, следовательно, с новыми связями организма со средой. Вслед за ароморфозами повторяется расхождение признаков и адаптивная радиация форм на более высокой основе.

При этом в сходной среде развиваются многие экологические формы, напоминающие прежние (конвергенция и параллелизмы). Эволюция в целом идет не по прямой линии непрерывного прогресса, а как бы по спирали, с частичными возвратами и повторениями, происходящими каждый раз на новом уровне (необратимость эволюции).

Эволюция в целом безгранична, но это достигается ценой постоянного ее ограничения немногими биологически прогрессивными формами, дающими начало новым видам, и немногими видами, дающими начало новым филогенетическим ветвям организмов.

«Развитие, как бы повторяющее пройденные уже ступени, но повторяющее их иначе, на более высокой базе („отрицание отрицания“), развитие, так сказать, по спирали, а не по прямой линии; — развитие скачкообразное, катастрофическое, революционное; — „перерывы постепенности“; превращение количества в качество; — внутренние импульсы к развитию, даваемые противоречием, столкновением различных сил и тенденций, действующих на данное тело или в пределах данного явления или внутри данного общества; — взаимозависимость и теснейшая, неразрывная связь *всех* сторон каждого явления (причем история открывает все новые и новые стороны), связь, дающая единый, закономерный мировой процесс движения, — таковы некоторые черты диалектики, как более содержательного (чем обычное) учения о развитии».*

---

* В. И. Ленин, Сочинения, 5-е изд., т. 26, 1961, стр. 55.

ЛИТЕРАТУРА

Анфинсен К. 1962. Молекулярные основы эволюции. ИЛ, М.
Беляев М. М. 1947. Окраска животных и естественный отбор. Изд. «Советская наука», М.
Берман З. И., Завадский К. М., Зеликман А. Л., Парамонов А. А., Полянский Ю. И. 1967. Современные проблемы эволюционной теории. Изд. «Наука», Л.
Берман З. И., Зеликман А. Л., Полянский В. И., Полянский Ю. И. 1966. История эволюционных учений в биологии. Изд. «Наука», М.—Л.
Бреславец Л. П. 1963. Полиплоидия в природе и опыте. Изд. АН СССР, М.
Быстров А. П. 1957. Прошлое, настоящее, будущее человека. Медгиз, М.
Вавилов Н. И. 1926. Центры происхождения культурных растений. Л.
Вавилов Н. И. 1935. Научные основы селекции пшеницы. Сельхозгиз, М.—Л.
Вавилов Н. И. 1968. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. В кн.: Классики советской генетики. Изд. «Наука», Л.
Гексли Дж. С. и Бер Г. Р., де. 1936. Основы экспериментальной эмбриологии. Биомедгиз, М.—Л.
Дарвин Ч. 1935—1959. Сочинения, тт. 1—9, Изд. АН СССР, М.—Л.
Дорн А. 1937. Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций. Биомедгиз, М.—Л.
Дубинин Н. П. 1966. Эволюция популяций и радиация. Атомиздат, М.
Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. 1967. Генетика популяций и селекция. Изд. «Наука», М.
Завадовский М. М. 1941. Противоречивые взаимодействия между органами в теле развивающихся животных. Изд. МГУ, М.
Завадский К. М. 1968. Вид и видообразование. Изд. «Наука», Л.
Иберт Дж. 1968. Взаимодействующие системы в развитии. ИЛ, М.
Иоганнсен В. 1935. О наследовании в популяциях и чистых линиях. Сельхозгиз, М.—Л.
Канаев И. И. 1966. Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. Изд. «Наука», М.—Л.
Кистяковский А. Б. 1958. Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц. Изд. Киевск. унив., Киев.
Комаров В. Л. 1940. Учение о виде у растений. Изд. АН СССР, М.—Л.
Котт Х. 1950. Приспособительная окраска животных. ИЛ, М.
Кэйн А. 1958. Вид и его эволюция. ИЛ, М.
Ламарк Ж. Б. 1955. Философия зоологии. В кн.: Избранные произведения, т. 1, Изд. АН СССР, М.
Лэк Д. 1949. Дарвиновы вьюрки. ИЛ, М.
Лэк Д. 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. ИЛ, М.
Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. ИЛ, М.
Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. Изд. «Мир», М.
Мечников И. И. 1943. О дарвинизме. Изд. АН СССР, М.—Л.
Мюллер Ф. 1932. За Дарвина. Биомедгиз, М.
Мюнтцинг А. 1967. Генетика. Изд. «Мир», М.
Оленов Ю. М. 1961. Некоторые проблемы эволюционной генетики и дарвинизма. Изд. АН СССР, М.—Л.
Парамонов А. А. 1945. Курс дарвинизма. Изд. «Советская наука», М.
Плате Л. 1928. Эволюционная теория. Госиздат, М.—Л.
Полетаев И. А. 1958. Сигнал. О некоторых понятиях кибернетики. Изд. «Советское радио», М.
Поляков И. М. 1941. Курс дарвинизма, ч. 1. Учпедгиз, М.
Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР, М.—Л.
Северцов С. А. 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. Изд. АН СССР, М.
Северцов С. А. 1951. Проблемы экологии животных. Изд. АН СССР, М.
Симпсон Д. Г. 1948. Темпы и формы эволюции. ИЛ, М.
Синская Е. Н. 1948. Динамика вида. Сельхозгиз, М.—Л.
Сковрон С. 1965. Развитие теории эволюции. Польское гос. мед. изд., Варшава.
Сукачев В. Н. 1967. Структура биогеоценозов и их динамика. В кн.: Структура и формы материи. Изд. «Наука», М.
Тахтаджян А. Л. 1954. Вопросы эволюционной морфологии растений. Изд. ЛГУ.
Тахтаджян А. Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. Изд. «Наука», М.—Л.
Тимирязев К. А. 1941. Чарлз Дарвин и его учение. Изд. АН СССР, М.—Л.
Уоддингтон К. Х. 1947. Организаторы и гены. ИЛ, М.
Уоддингтон К. Х. 1964. Морфогенез и генетика. Изд. «Мир», М.
Уоллес А. Р. 1911. Дарвинизм. Изложение теории естественного подбора и некоторых из ее приложений. Изд. 2-е. М.
Филатов Д. П. 1939. Сравнительно-морфологическое направление в механике развития. Изд. АН СССР, М.
Чайлд Ч. М. 1948. Роль организаторов в процессах развития. ИЛ, М.
Четвериков С. С. 1968. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. В кн.: Классики советской генетики. Изд. «Наука», Л.
Шмальгаузен И. И. 1939—1940. Пути и закономерности эволюционного процесса. Изд. АН СССР, М.—Л.
Шмальгаузен И. И. 1942. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Изд. АН СССР, М.—Л.
Шмальгаузен И. И. 1946. Факторы эволюции. Изд. АН СССР, М.—Л.
Шмальгаузен И. И. 1964. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. Изд. «Наука», М.
Шмальгаузен И. И. 1968. Кибернетические вопросы биологии. СО изд. «Наука», Новосибирск.
Элтон Ч. 1934. Экология животных. Биомедгиз, М.—Л.
Элтон Ч. 1960. Экология нашествий животных и растений. ИЛ, М.
Эрлих П., Холм Р. 1966. Процесс эволюции. Изд. «Мир», М.

Abel O. 1929. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena.
Beer G. R., de. 1951. Embryos and ancestors. Oxford.
Carpenter G. D. H., Ford E. B. 1933. Mimicry. London.
Cuénot L. 1951. L'évolution biologique. Paris.
Darlington C. D. 1958. The evolution of genetic systems. Edinburgh—London.
Dobzhansky Th. 1964. Genetics and the origin of species. N. Y.—London.
Evolution after Darwin. 1960. Chicago.
Fisher R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford.
Gause G. F. 1935. The struggle for existence. Baltimore.
Goldschmidt R. 1944. The material basis of evolution. New Haven—London.
Gulick J. T. 1905. Evolution, racial and habitual. Washington.
Haldane J. B. S. 1932. The causes of evolution. N. Y.—London.
Heberer G. 1954. Die Evolution der Organismen. Stuttgart.
Hertwig R. 1927. Abstammungslehre und neuere Biologie. Jena.
Hesse R. 1924. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena.
Huxley J. 1963. Evolution. The modern synthesis. N. Y.—London.
Huxley J., Hardy A. C., Ford E. 1954. Evolution as a process. London.
Kühn A. 1955. Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Berlin.
Lerner I. M. 1954. Genetic homeostasis. Edinburgh—London.
Lerner I. M. 1958. The genetic basis of selection. N. Y.—London.
Mittelstaedt H. u. a. 1956. Regelungsvorgänge in der Biologie. München.
Plate L. 1913. Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. Leipzig—Berlin.
Plate L. 1925. Die Abstammungslehre. Jena.
Rensch B. 1954. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart.
Romanes G. 1892. Darwin and after Darwin. I. The darwinian theory. London.
Romanes G. 1895. Darwin and after Darwin. II. Post darwinian questions heredity and utility. London.
Romanes G. 1897. Darwin and after Darwin. III. Post darwinian questions. Isolation and physiological selection. London.
Sheppard P. M. 1959. Natural selection and heredity. London.
Shull A. F. 1936. Evolution. N. Y.—London.
Simpson G. G. 1953. The major features of evolution. N Y.
Spemann H. 1936. Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung. Berlin.
Stebbins G. L. 1950. Variation and evolution in plants. N. Y
Waddington C. H. 1957. The strategy of the genes. London.
Weismann A. 1913. Vorträge über Deszendenztheorie. Bd. 1, 2. Jena.
White M. J. D. 1954. Animal cytology and evolution. Cambridge.
Zimmermann W. 1938. Vererbung «erwerbener Eigenschaften» und Auslese. Jena

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Часть третья. Морфологические проблемы эволюции

Стр.

Академик
Иван Иванович Шмальгаузен

ПРОБЛЕМЫ ДАРВИНИЗМА
Изд. 2-е, переработанное и дополненное

Утверждено к печати
Научным советом по проблеме
«Биологические основы освоения,
реконструкции и охраны животного мира»
Академии наук СССР

Редактор издательства В. В. Тарнягина

Художник М. И. Разулевич

Технический редактор Н. Ф. Виноградова

Корректоры Н. П. Кизим и А. Х. Салтанаева

Сдано в набор 14/VII 1969 г. Подписано к печати 3/XII 1969 г. РИСО АН СССР № 83-102В. Формат бумаги $70 \times 108^{1}/_{16}$. Бум. л. $15^{13}/_{16}$. Печ. л. $31^{1}/_{2}$ + + 1 вкл. ($^{1}/_{8}$ печ. л.) = 44.27 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 43.52. Изд. № 4072. Тип. зак. № 318. М-21978. Тираж 12800. Бумага № 2. *Цена 3 р. 13 к.*

Ленинградское отделение издательства «Наука»
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12